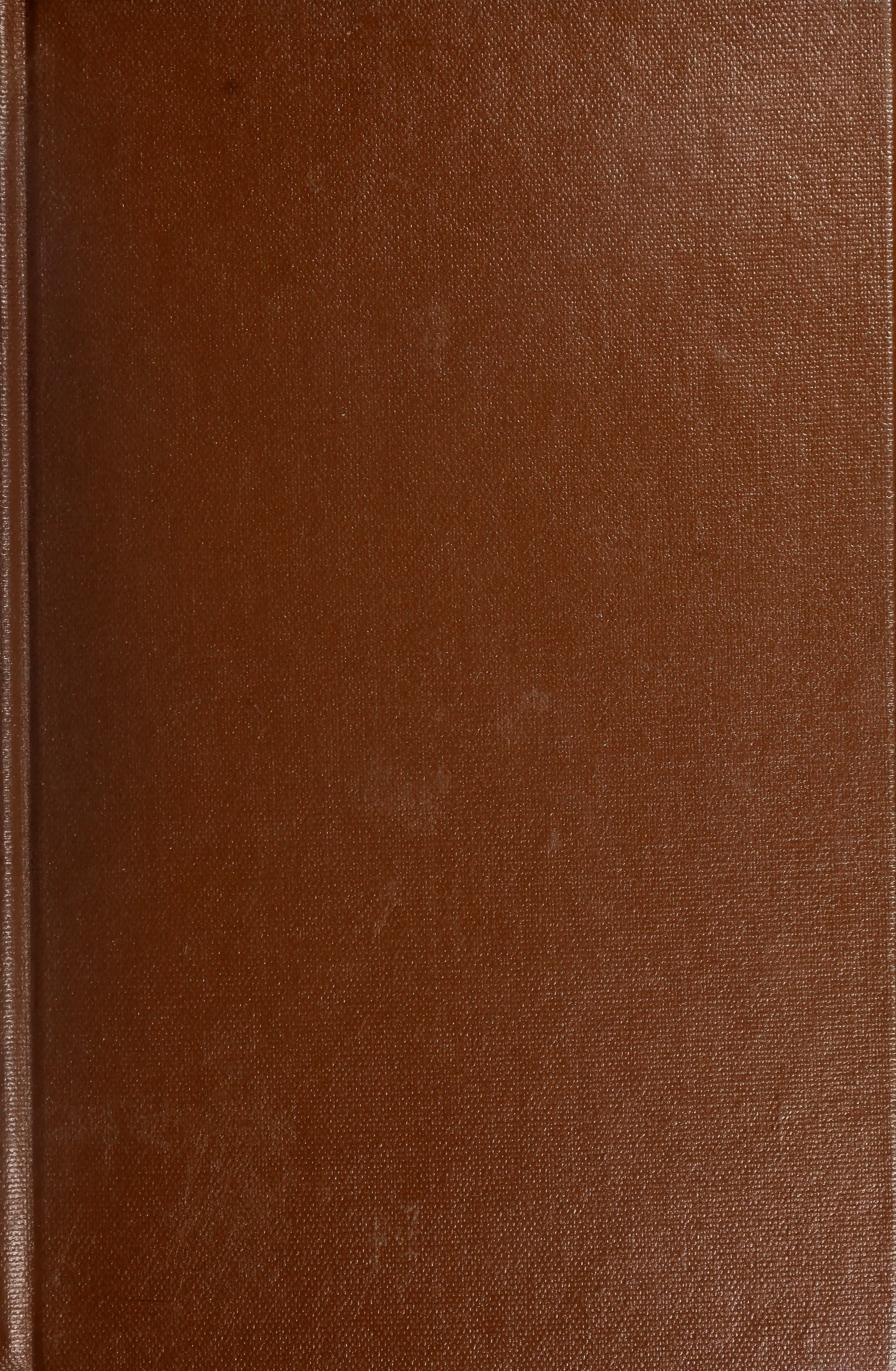



SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON, D.C.

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Volume 50, 1985 ISSN 0044-3468

Mit 141 Abbildungen



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

Wissenschaftliche Originalarbeiten

Wissenschaftliche Kurzmitteilungen

Bekanntmachungen

Buchbesprechungen

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

 Anschriften: Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstraße 44–47, D-1000 Berlin 61. Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., 2240 Heide/Holstein

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7 50 (1–6) 1–384 (1985)

Vol. 50 (1), 1–56, Februar 1985 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

 Verlag: Paul Parey, Hamburg und Berlin. Anschriften: Spitalerstr. 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstr. 44–47, D-1000 Berlin 61. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., D-2240 Heide/Holst.

Über die Fortpflanzung der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Hermann, 1780) im Ebro-Delta (Katalonien, Spanien)

Von María José López-Fuster, J. Gosálbez und V. Sans-Coma

Cátedra de Vertebrados, Universidad de Barcelona und Departamento de Zoología, Universidad de Málaga

Eingang des Ms. 6. 6. 1984

Abstract

On the reproduction of the common shrew (Crocidura russula Hermann, 1780) in the Ebro delta (Catalonia, Spain)

Studied the reproductive cycle of the common shrew, *Crocidura russula*, in the Ebro delta during a year period. 345 specimens (167 ♂♂, 178 ♀♀) were analysed. To evaluate the sexual maturity of the ♂♂, the testicular length and the cellular contents of the testicle were considered. For the ♀♀, the degree of development of the uterus and the mammary glands were observed, as well as the lack or existence of embryos. The estimation of the age was based on Gomez and Sans-Coma (1975) and Vesmanis and Vesmanis (1979) methods.

The reproductive period extends mainly from February to July, occasionally until September. The shrews born in the first litters reach the sexual maturity during their first year of life. The number of litters per ♀ is connected with the relative mother's age. During her life, one ♀ can theoretically produce as many as seven litters. However, it is not likely that this amount can be reached. The number of embryos per litter is positively related with the relative female's age and also with the number of litters per ♀. The average of embryos per litter, in the prospected territory, is 3.65 ± 1.09 (n=58).

Einleitung

Die Fortpflanzung der Hausspitzmaus in Gefangenschaft ist weitgehend untersucht worden: Hellwing (1971, 1973, 1975), Vogel (1972). Aber es gibt nur wenige Angaben über den jährlichen Vermehrungszyklus der Art in der Natur: Kahmann und Kahmann (1954), Röben (1969), Fons (1972), Sans-Coma et al. (1976), Genoud (1978), Genoud und Hausser (1979), Besançon (1982).

In der vorliegenden Darstellung wird der jährliche Fortpflanzungszyklus der Hausspitzmaus im Ebro-Delta dargelegt. Das untersuchte Gebiet liegt im südlichen Katalonien, wo Mittelmeerklima herrscht. Im Ebro-Delta bewohnt die Hausspitzmaus vorwiegend helophytische Vegetation: Phragmitetea. Die ausgewerteten Exemplare wurden vereinzelt von Januar 1972 bis Dezember 1980, hauptsächlich aber von Februar 1982 bis Mai 1983 gesammelt.

Material und Methode

Es wurden insgesamt 345 gefangene Hausspitzmäuse untersucht: 167 ♂♂, 178 ♀♀. Die Tiere wurden bei Balada, Lligallo, L'Encanyissada, La Llanada, Sales, Carlet und Illa de Cort gesammelt.

Um den Geschlechtszustand festzustellen, wurden folgende Merkmale erfaßt:

♂♂: a. Längerer Hodendurchmesser (Hodenlänge: HL) in mm;

b. Zytologische Zusammensetzung des Hodeninhalts anhand des Diff-Quick-Verfahrens (Gosálbez et al. 1979).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5001-0001 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 1–6

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

♀♀: a. Entwicklungsgrad der Uteri;
b. Vorkommen oder Fehlen von Embryonen;
c. Entwicklungsgrad der Milchdrüsen.

Das relative Alter der Tiere wurde nach Gomez und Sans-Coma (1975) und Vesmanis und Vesmanis (1979) festgelegt: Altersklassen I–V, je nach Zahnabnutzungsgrad.

1. Kalenderjahr (1. KJ) ist das Jahr der Geburt. Tiere, die im vergangenen Jahr geboren wurden, befinden sich im 2. KJ.

Ergebnisse und Diskussion

Tabelle 1 zeigt die Variation der Hodenlänge in Abhängigkeit vom relativen Alter und Fangmonat. Sie zeigt, daß die ♂♂ im 2. KJ schon ab Januar geschlechtstätig werden. Aus der Tabelle läßt sich ebenfalls entnehmen, daß sich die Geschlechtstätigkeit der ♂♂ von

Tabelle 1

C. *russula* aus dem Ebro-Delta

Variation der Hodenlänge (HL) in bezug auf relatives Alter des ♂♂ (I–V) und Fangmonat

	n	(mm) 2,0–2,9	3,0–3,4	3,5–3,9	≥ 4,0
Januar	16	2 ? 1 III[2]	5 III[2] 8 IV[2]		
Februar	20	2 ?	7 III[2] 7 IV[2]	1 III[2] 2 IV[2]	1 III[2]
März	12	2 I[1]	2 III[2] 3 IV[2]	2 ? 1 IV[2]	2 IV[2]
April	19	1 I[1] 5 II[1] 1 IV[2]	4 II[1] 1 III[2] 3 IV[2]	1 ? 1 IV[2]	1 IV[2] 1 V[2]
Mai	19	3 II[1]	3 II[1] 3 IV[2]	4 II[1] 4 IV[2] 1 V[2]	1 III[1]
Juni	9		1 I[1] 2 II[1] 1 V[2]	1 I[1] 2 II[1]	2 II[1]
Juli	7		1 II[1]	3 I[1] 2 II[1]	1 IV[2]
August	12	1 I[1] 1 II[1]	2 I[1] 2 II[1] 2 III[1] 1 V[2]	1 III[1]	2 IV[2]
September	11	1 II[1]	2 II[1] 4 III[1]	1 II[1] 1 III[1] 1 V[2]	1 III[1]
Oktober	12	1 ? 3 II[1] 7 III[1]		1 ?	
November	12	1 ? 7 III[1] 1 IV[1]	1 II[1] 2 III[1]		
Dezember	18	9 III[1] 6 IV[1]	1 ? 1 III[1] 1 IV[1]		

? = unbekanntes Alter; [1] Tiere im 1. Kalenderjahr; [2] Tiere im 2. Kalenderjahr.

Februar bis September am stärksten ausprägt. In diesem Zeitabschnitt schwankt die HL der meisten ♂♂ zwischen 3,0 und 4,0 mm. In all diesen Fällen erweist die Hodeninhaltsanalyse eine bemerkenswerte spermatogenetische Aktivität. Ab Oktober wurde kein einziges ♂ im 2. KJ gefangen.

In der Population treten die ersten jungen ♂♂ im März auf. Sie werden im KJ ihrer Geburt geschlechtsreif, d.h. vor dem Winter. Sowohl die HL (3,0–4,0 mm) als auch das Vorhandensein von Spermatozoiden bestätigen dies. Ab August beginnt der Anteil nicht geschlechtsreifer ♂♂ im 1. KJ zu wachsen. Die Tiere der letzten Würfe des Fortpflanzungszyklus erreichen offenbar die Geschlechtsreife erst nach Überwintern. Von Oktober bis Dezember sind sämtliche ♂♂ nicht geschlechtsreif. Sowohl die HL als auch die spermatogenetische Aktivität vermindern sich bemerkenswert.

In der Tabelle 2 werden Angaben über die Geschlechtstätigkeit der ♀♀ in bezug auf KJ und Fangmonat dargestellt. Von Februar bis Juli waren alle ♀♀ im 2. KJ (n=61) tätig (mit

Tabelle 2

***C. russula* aus dem Ebro-Delta**

Geschlechtstätigkeit der ♀♀ in bezug auf Kalenderjahr und Fangmonat

		1. Kalenderjahr						**2. Kalenderjahr**					
		n.gt		gt				n.gt		gt			
				tr		a.M.				tr		a.M.	
	n	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%	n	%
Januar	15	–	–	–	–	–	–	14	93	–	–	1[1]	7
Februar	24	–	–	–	–	–	–	0	–	15	63	9	37
März	10	–	–	–	–	–	–	0	–	6	60	4	40
April	15	1	33	0	–	2	67	0	–	10	83	2	17
Mai	16	2	20	7	70	1	10	0	–	5	83	1	17
Juni	18	5	38	5	38	3	23	0	–	2	40	3	60
Juli	13	2	22	5	56	2	22	0	–	4	100	0	–
August	9	4	44	0	–	5	56	–	–	–	–	–	–
September	12	8	73	0	–	3	27	0	–	1	100	0	–
Oktober	12	12	100	0	–	0	–	–	–	–	–	–	–
November	15	14	100	0	–	0	–	1	100	0	–	0	–
Dezember	19	18	100	0	–	0	–	1	100	0	–	0	–

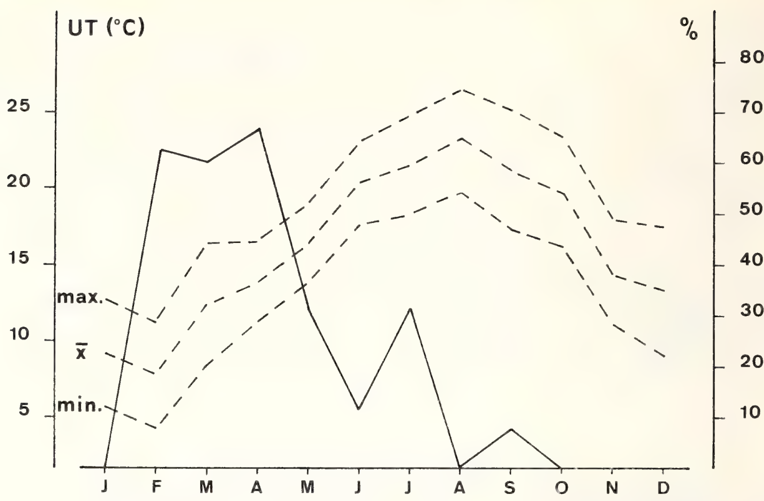
n.gt = nicht geschlechtstätig; gt = geschlechtstätig; tr = trächtig; a.M. = andere Merkmale, die auf Geschlechtstätigkeit hinweisen: gedehnte Uteri; säugend. [1] ♀ im 3. Kalenderjahr.

gedehnten Uteri: 23 %; trächtig: 69 %; säugend: 8 %). Die letzten jungen Spitzmäuse wurden im August gefangen. Jedoch wurde im September ein trächtiges ♀ gefunden. Demnach dauert die Fortpflanzungsperiode bis ungefähr Ende des Sommers. Bei 2 ♀♀ im 2. KJ, jeweils aus November und Dezember, war keine Spur von Geschlechtstätigkeit vorhanden.

Wie bei den ♂♂ erreichen auch einige ♀♀ die Geschlechtsreife schon im 1. KJ. Sie sind ab April fortpflanzungsfähig: trächtige ♀♀ im 1. KJ von Mai bis Juli (Tab. 2). Ab August wächst der Anteil nicht geschlechtsreifer ♀♀ im 1. KJ. Jene, die am Ende der Fortpflanzungsperiode (Juli) geboren sind, erreichen die Geschlechtsreife erst im 2. KJ. Von Oktober bis Dezember war kein einziges ♀ im 1. KJ geschlechtstätig.

Aus den vorgelegten Ergebnissen darf geschlossen werden, daß sich die Hausspitzmaus im Ebro-Delta von Februar bis August, selten bis September, fortpflanzt. Ähnliche Daten sind von anderen Hausspitzmaus-Populationen im Nordosten der Iberischen Halbinsel erhalten worden (unveröff.).

Nach Hellwing (1971) besteht bei *C. r. monacha* in Israel ein enger Zusammenhang zwischen der Fortpflanzungsdauer und den Umweltbedingungen im Jahreslauf. Der



C. russula aus dem Ebro-Delta. Beziehung zwischen Umwelttemperatur (UT) und Fortpflanzungsaktivität im Jahreslauf. – – –: Temperatur (monatliche Mittelwerte), —: monatlicher Prozentsatz trächtiger ♀♀ in bezug auf die Gesamtanzahl gefangener ♀♀

Prozentsatz trächtiger ♀♀ erreicht das Maximum im April (Umwelttemperatur (UT): $\bar{x}$=18,2 °C; 17,1–19,5 °C), und sinkt danach mit steigender UT, die im August mit 25,9 °C den höchsten Mittelwert zeigt. Ähnlich verhält es sich im Ebro-Delta (s. Abb.).

Die Anzahl Würfe hängt vom Alter der ♀♀ ab. Die am Anfang der Fortpflanzungsperiode geborenen ♀♀ sind fähig, vor der Vemehrungspause 2 Würfe zu gebären, was sich aus der Tabelle 2 ergibt. Die ♀♀ im 2. KJ können bis zum Ende der Fortpflanzungszeit rechnerisch bis zu 5 Würfe zur Welt bringen. Aus beiden Erwägungen läßt sich ableiten, daß ein ♀ im Laufe seines Lebens theoretisch bis zu 7 Würfe tragen kann, d. h. 2 im 1. KJ und 5 im 2. KJ. Aber wahrscheinlich ergibt sich diese Anzahl Würfe selten oder gar nie. Die Tragezeit dauert zwischen 24 und 33 Tage: Hellwing (1971): $\bar{x}$=28,5, 24–32; Vogel (1972): $\bar{x}$=30, 28–33; Fons (1972): $\bar{x}$=29, 27–30. Dazu noch: Die meisten ♀♀ erleben eine bemerkenswerte postpartum Empfangsperiode, die etwa 5–6 Tage dauert (Hellwing 1971: *C. r. monacha*). Das Vorkommen von gleichzeitig trächtigen und säugenden ♀♀ (April: n=1; Mai: n=2) beweist, daß im untersuchten Gebiet eine neue Tragezeit beginnen kann, bevor die Jungen des voraufgegangenen Wurfes das Nest verlassen haben (Aufenthalt im Nest = 20–22 Tage: Fons 1972). Daraus folgt, daß die theoretische Maximalanzahl (7) Würfe je ♀ erreichbar ist. Jedoch bleibt die Frage offen, ob ein ♀ im Freien so lange lebt und nach jeder Geburt sofort wieder trächtig wird.

Hellwing (1971) berichtet, daß die Größe der Würfe mit der Gesamtanzahl der erlebten Geburten verknüpft ist. Dafür sprechen auch die vorstehenden Ergebnisse: Die Wurfgröße steht in Zusammenhang mit dem relativen Alter (Altersklasen II–V) der ♀♀: II: $\bar{x}$=3,50, n=12; III: $\bar{x}$ 3,42, n=12; IV: $\bar{x}$=3,69, n=26; V: $\bar{x}$=4,43, n=7.

Tab. 3 zeigt, daß die Wurfgrößen im Februar den niedrigsten Mittelwert aufweisen. Diese Tatsache kann man anhand der vorliegenden Kenntnisse nicht deuten. Inwieweit diese Erscheinung in Zusammenhang steht mit den Umweltbedingungen des Frühjahrs im Ebro-Delta, bleibt zu beantworten. Der Gesamtmittelwert der Embryonen je Wurf ($\bar{x}$=3,65±1,09, 2–6, n=58) in der Population stimmt recht gut mit den Angaben von anderen Autoren überein: Kahmann und Kahmann (1954): 2–4; Niethammer (1970): $\bar{x}$=4,6, 3–6 (Rheinland); Hellwing (1971): $\bar{x}$=3,00, 1–7; Vogel (1972): $\bar{x}$=3,50, 1–7/11; Fons (1972): 2–6; Saint-Girons (1973): $\bar{x}$=4,20, 3–6; Sans-Coma et al. (1976): $\bar{x}$=3,20, 2–4, n=5; Besançon (1982): $\bar{x}$=4,45±1,4.

Tabelle 3

C. russula aus dem Ebro-Delta

Anzahl der Embryonen in bezug auf Kalenderjahr und Fangmonat der ♀♀

		1. Kalenderjahr	2. Kalenderjahr
Februar	n tr. ♀♀	–	14
	$\bar{x}$G	–	2,64
März	n tr. ♀♀	–	5
	$\bar{x}$G	–	3,60
April	n tr. ♀♀	–	10
	$\bar{x}$G	–	4,70
Mai	n tr. ♀♀	7	5
	$\bar{x}$G	3,71	3,80
Juni	n tr. ♀♀	5	2
	$\bar{x}$G	3,40	4,00
Juli	n tr. ♀♀	5	4
	$\bar{x}$G	3,20	4,75
September	n tr. ♀♀	–	1
	$\bar{x}$G	–	5,00
	n tr. ♀♀	17	41
	$\bar{x}$G	3,47	3,73
	$\bar{x}$r.–$\bar{x}$l.	1,71–1,76	1,76–1,97

n tr. ♀♀ = Anzahl trächtiger ♀♀; $\bar{x}$r.–$\bar{x}$l. = Mittelwert der Embryonen im rechten bzw. linken Uterus; $\bar{x}$G = Gesamtmittelwert der Embryonen je Wurf.

Im Durchschnitt enthält der linke Uterus etwas mehr Embryonen als der rechte ($\bar{x}r = 1,74$, $\bar{x}l = 1,91$, $n = 58$), doch ist dieser Unterschied nicht signifikant.

Danksagung

Zu danken ist Herrn Prof. Dr. Herman Kahmann, München, für die Durchsicht und Besprechung des Manuskriptes, aber auch Herrn Dr. Carlos Feliu, Frau Guadalupe Götzens und Herrn Santiago Ruiz, Barcelona, für ihre wertvolle Mitarbeit.

Zusammenfassung

Es wird über den jährlichen Fortpflanzungszyklus der Hausspitzmaus, *Crocidura russula,* im Ebro-Delta berichtet. Nach den vorliegenden Angaben dauert die Vermehrungsperiode von Februar bis Juli, kann sich aber bis September hinziehen. Spitzmäuse der ersten Jahreswürfe erreichen die Geschlechtsreife schon im 1. Kalenderjahr. Die Anzahl Würfe je ♀ ist mit dem (relativen) Alter verknüpft. Im Laufe des Lebens könnte ein ♀ theoretisch bis zu 7 Würfe gebären. Die Anzahl Embryonen je Wurf zeigt eine positive Korrelation sowohl mit dem relativen Alter der ♀♀ als auch mit der Anzahl Würfe je ♀. Der Gesamtmittelwert der Embryonen je Wurf im untersuchten Gebiet beträgt $3,65 \pm 1,09$, $n = 58$.

Literatur

Besançon, F. (1982): Litter size and foetal mortality in *Crocidura* (Insectivora: Soricidae) and comparison with other Crocidurinae. Abstracts of Papers. 3th Int. Theriol. Congress, Helsinki.

Fons, R. (1972): La Musaraigne musette, *Crocidura russula* (Hermann, 1780). Science et Nature **112,** 23–28.

Genoud, M. (1978): Etude d'une population urbane de musaraignes musettes (*Crocidura russula,* Hermann, 1780). Bull. Soc. Vaud. Sc. Nat. **353,** 74, 25–34.

Genoud, M.; Hausser, J. (1979): Ecologie d'une population de *Crocidura russula* en milieu rural montagnard (Insectivora, Soricidae). Terre Vie, rev. Ecol. **33,** 539–554.

Gomez, I.; Sans-Coma, V. (1975): Edad relativa de *Crocidura russula* en egagrópilas de *Tyto alba* en el nordeste ibérico. Misc. Zool. **63**, 209–212.
Gosálbez, J.; López-Fuster, M. J.; Durfort, M. (1979): Ein neues Färbungsverfahren für Hodenzellen von Kleinsäugetieren. Säugetierkdl. Mitt. **27**, 303–305.
Hellwing, S. (1971): Maintenance and reproduction in the white-toothed shrew, *Crocidura russula monacha* Thomas, in captivity. Z. Säugetierkunde **36**, 103–113.
— (1973): The postnatal development of the white-toothed shrew, *Crocidura russula monacha* in captivity. Z. Säugetierkunde **38**, 257–270.
— (1975): Sexual receptivity and oestrus in the white-toothed shrew, *Crocidura russula monacha*. J. Reprod. Fert. **45**, 469–477.
Kahmann, H.; Kahmann, E. (1954): La musaraigne de Corse. Mammalia **18**, 129–158.
Niethammer, J. (1970): Über Kleinsäuger aus Portugal. Bonn. zool. Beitr. **21**, 89–118.
Röben, P. (1969): Die Spitzmäuse (Soricidae) der Heidelberg Umgebung. Säugetierkdl. Mitt. **17**, 42–62.
Saint-Girons, M. C. (1973): Les Mammifères de France et du Benelux (faune marine exceptée) Paris: Doin.
Sans-Coma, V.; Gomez, I.; Gosálbez, J. (1976): Eine Untersuchung an der Hausspitzmaus (*Crocidura russula* Hermann, 1780) auf der Insel Meda Grossa (Katalonien, Spanien). Säugetierkdl. Mitt. **24**, 279–288.
Vesmanis, I.; Vesmanis, A. (1979): Ein Vorschlag zur einheitlichen Altersabstufung bei Wimperspitzmäusen (Mammalia: Insectivora: *Crocidura*). Bonn. zool. Beitr. **30**, 7–13.
Vogel, P. (1972): Beitrag zur Fortpflanzungsbiologie der Gattungen *Sorex*, *Neomys* und *Crocidura* (Soricidae). Verh. Naturf. Ges. Basel **82**, 165–192.

Anschriften der Verfasser: Dra. María José López-Fuster und Prof. Dr. Joaquím Gosálbez, Cátedra de Vertebrados, Departamento de Zoología, Facultad de Biología, Universidad, Av. Diagnonal 657, 08028 Barcelona; Prof. Dr. Valentín Sans-Coma, Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias, Universidad, Málaga

Feeding habits of two syntopic small mammals in northern Zimbabwe

By Sara Churchfield

Department of Biological Sciences, University of London

Receipt of Ms. 30. 7. 1984

Abstract

Investigated the feeding habits of two syntopic small mammals, the musk shrew *(Crocidura hirta)* and the multimammate mouse *(Praomys natalensis)* inhabiting *Panicum* grassland and *Cyperus articulatus* during the dry season by live-trapping and faecal analysis. Fourteen faecal samples from *C. hirta* were examined and 21 different food types were identified. 64 % of all dietary occurrences comprised adult insects, chiefly hemipterans, coleopterans, isopterans and formicids, but other invertebrates, particularly araneids, were eaten. Plant material, especially seeds, was also taken. Fifty faecal samples from *P. natalensis* were examined and 20 different food types were recognised. Approximately 44 % of all dietary occurrences comprised leaves and stems of grasses and dicotyledons, and 29 % was seeds. Approximately 27 % of the diet of *P. natalensis* was invertebrates, mainly insects such as hemipterans and isopterans. There was considerable dietary overlap between these small mammals in the variety and proportions of insects eaten.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5001-0006 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 6–11

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Introduction

Shrews are known to be voracious predators of a wide variety of invertebrates, particularly insects. Their predatory activities coupled with their frequent occurrence suggests that they may have an important role as secondary consumers (for example, HOLLING 1959; PERNETTA 1976; CHURCHFIELD 1982a, 1984). Some of the most common and widespread of shrews belong to the genus *Crocidura* which is particularly well-represented in Africa. While numerous species of African crocidurines have been described, very little is known about their habits in the wild. For example, apart from the brief study of CHURCHFIELD (1982b), there have been no detailed studies of the feeding habits of wild crocidurines in Africa.

Shrews usually coexist with rodents but their interactions have seldom been studied. One potential area of overlap is feeding habits. While rodents are recognised as being primarily herbivorous, they frequently feed on invertebrates, especially insects (for example HOLISOVA 1966; FLAKE 1973; FIELD 1975; OBRTEL et al. 1978; PERRIN 1980) and thus may compete with shrews, particularly in seasons of low food productivity. Together, these small mammals may have an important impact on invertebrate populations including potential pest species.

This paper reports the results of a brief study of the feeding habits and dietary overlap of two commonly-occurring and syntopic small mammals, the lesser red musk shrew, *Crocidura hirta* (PETERS, 1852) and the multimammate mouse, *Praomys natalensis* (A. SMITH, 1834) during the dry season at Kariba, north-west Zimbabwe.

Material and methods

Trapping the small mammals

Trapping was carried out in two areas of contrasting vegetation beside Lake Kariba at the University of Zimbabwe's Research Station at Kessessee, near Kariba, north-west Zimbabwe. One was an area of dry grassland dominated by *Panicum repens* and *P. maximum* and interspersed with tall mopane trees, *Colophospermum mopane*. Here, 30 Sherman live-traps were set singly at intervals of approximately 10 m to occupy an area of 2000 m^2. The other area was much damper and comprised a belt of vegetation dominated by *Cyperus articulatus* and *C. involucratus* occupying the shore-line of Lake Kariba. Nineteen Sherman live-traps were set singly at approximately 10 m intervals covering an area of some 1100 m^2.

The traps were baited with peanut butter and set for 8 days and nights during July/August 1983. They were checked each morning and evening for captures. Small mammals were marked by toe-clipping and released at the point of capture. Faecal pellets produced by small mammals in the traps were collected and preserved in 70 % alcohol for examination of food remains.

Diet analysis

The diets of *Crocidura hirta* and *Praomys natalensis* were analysed by microscopic examination of food remains in faecal pellets collected from the traps. For *C. hirta*, as many pellets as possible were collected from each trapped individual and these constituted a single sample. A mean of 12 pellets per sample was collected (range 9–12). *P. natalensis* produced much larger and more discrete pellets which could be collected singly. A single pellet, selected at random from a trapped individual, constituted a sample. For further analysis and criticisms of the technique, particularly as regards sample numbers, see CHURCHFIELD (1982a, 1984).

The results of the diet analyses were expressed in terms of the percentage composition of the diet (the number of occurrences of a named food item divided by the total number of occurrences of all items). In addition, for *P. natalensis*, the relative volumes of invertebrates, seeds and green plant material in each sample was estimated.

Results

Captures of small mammals

A total of 14 individuals of *C. hirta* and 95 individuals of *P. natalensis* were captured in the two study areas. Both species were found in approximately equal numbers in each study area, with an overall capture rate of 3.6 per 100 trap nights for *C. hirta* and 24.2 per 100 trap nights for *P. natalensis*. All captures were sustained between dusk and the following dawn trap-round.

Diets of small mammals

Crocidura hirta

Fourteen samples of faecal pellets from *C. hirta* were examined, all of which contained identifiable food remains. Between 4 and 11 different food types were recognised in each faecal sample (mean 7). The variety of prey items found and their percentage composition are shown in Table 1, where results from both study areas are combined. Twenty-one different food types were recognised and all were invertebrate with the exception of some vegetable matter. The most important dietary occurrences were adult insects, particularly coleopterans, hemipterans, isopterans and formicids. It was not possible to count the numbers of each prey type found in a sample owing to the fragmentation of most of the remains. However, the numbers of isopterans and formicids could be estimated by counting the distinctive head capsules or mandibles which had remained undamaged: for example, 270 isopterans and 110 formicids were counted in one faecal sample.

The diets of shrews caught in the two study areas were much alike and any differences probably reflected the availability of certain prey items in the two sites. For example, isopterans and formicids were taken most frequently in the dry grassland, and coleopteran larvae and lumbricids in the damper *Cyperus* area. However, the small number of faecal samples collected did not permit a detailed analysis.

Table 1

The diet of *Crocidura hirta* at Kariba, northern Zimbabwe, revealed by faecal analysis

Number of samples	Percentage Composition 14	Number of samples	Percentage Composition 14
Food item		Food item	
Chrysomelidae	1	Mantidae	2
Carabidae	7	Coleoptera larvae	3
Coleoptera indet.	5	Lepidoptera larvae	5
Hemiptera	10	Araneae	14
Culicidae	1	Acari	3
Diptera indet.	5	Diplopoda	2
Formicidae	14	Gastropoda	1
Other Hymenoptera indet.	2	Lumbricidae	1
Isoptera	12	Plant material: seeds	4
Trichoptera	1	Plant material: other	3
Blattidae	4		

Praomys natalensis

Fifty samples of faecal pellets of *P. natalensis* were examined. Between two and nine different food types were identified in each sample (mean 5). The percentage composition of different dietary items in the two study areas is shown in Table 2. The most frequently

occurring food item was the leaves and stems of grasses, particularly *Panicum* spp. but dicotyledons were also taken including *Polygonum senegalensis* which was present in large clumps near the lake shore although it did not occur in either of the trapping areas. Seeds of grasses, *Cyperus* spp. and unidentifiable dicotyledons were taken in large numbers. The diet was not restricted to plant material for 24 and 30 % of all dietary occurrences in the *Panicum* grassland and the *Cyperus* areas respectively comprised invertebrates, mostly insects.

The diets of *P. natalensis* from the two study areas differed not so much in the variety of food types as in the relative occurrences of certain foods. For example, grasses were augmented by *Cyperus* spp. and dicotyledons in the more varied habitat of the lake-shore study area, and invertebrates were also taken more frequently here. In terms of volume, invertebrates contributed a mean of 31 % to the diet in the *Panicum* grassland but only 14 % in the *Cyperus* area. Seeds had a mean of 20 % and 30 % in the two areas respectively, and the remainder was green plant material.

Table 2

The diet of *Praomys natalensis* inhabiting *Panicum* grassland and *Cyperus articulatus* at Kariba, northern Zimbabwe, revealed by faecal analysis

	Percentage Composition	
	Panicum	*Cyperus*
Number of samples	25	25
Plant material		
Panicum spp., leaf/stem	19	11
Graminae indet., leaf/stem	17	10
Graminae indet., roots	0	4
Cyperus involucratus, leaf/stem	0	4
Polygonum senegalensis, leaf	1	2
Dicotyledons indet., leaf/stem	8	13
Panicum spp., seeds	3	1
Graminae indet., seeds	3	10
Cyperus involucratus, seeds	4	12
Cyperus articulatus, seeds	1	0
Polygonum senegalensis, seeds	1	4
Dicotyledons indet., seeds	13	5
Animal material		
Coleoptera, adults	0	3
Hemiptera, adults	8	9
Diptera, adults	0	1
Formicidae, adults	4	6
Other Hymenoptera, adults	1	0
Isoptera, adults	16	1
Lepidoptera, larvae	0	1
Araneae	1	3

Dietary overlap between *C. hirta* and *P. natalensis*

An index of similarity provides some direct assessment of the dietary overlap between these two coexisting small mammals. A modification of a simple estimate of Percentage Similarity based on Southwood (1975) was used to compare the composition of the food types in the diets. Here, Percentage Similarity is equal to the sum of the minimum percent compositions of each major food type in the diets to be compared.

If the vegetable component is included, then the overlap between the two species is only 35 % since plant material comprised the bulk of the diet of *P. natalensis.* When the animal

component of the diets is compared alone, the overlap amounts to 61 %. While the variety of invertebrate prey taken by *P. natalensis* was much smaller than that taken by *C. hirta*, there was considerable overlap in the types and proportions of insects eaten, particularly hemipterans and isopterans. However, coleopterans, which were a dominant prey item of shrews, were taken infrequently by *P. natalensis.*

Discussion

C. hirta is amongst the commonest of African shrews. Vesey-Fitzgerald (1962), Meester (1963), Sheppe (1973), Smithers and Lobão Tello (1976) and Rautenbach (1982) all report it to be abundant and widespread in eastern and southern Africa where it frequents a variety of habitats from marshes and forests to dry grassland and scrub. Despite being so common and widespread, very little is known about the ecology of this and other African crocidurines. This may be partly due to the fact that these shrews tend to be predominantly nocturnal and solitary (Rautenbach 1982) and they appear to have a low capture rate in traps. For example, Delany (1964) recorded a capture rate of various crocidurines of 3.6 per 100 trap nights which compares well with the present study. Rowe-Rowe and Meester (1982) record a capture rate of only 0.2 −0.7 per 100 trap nights for *C. flavescens.*

Although a wide variety of prey were taken by *C. hirta* in the present study, this shrew was predominantly insectivorous. Plant-feeding hemipterans were an important prey item of this species and also of the larger *C. poensis* (Churchfield 1982b). Meester (1963) says that *C. hirta* is often found in termitaria and, indeed, termites were a major dietary item of these shrews in the present study, particularly in the *Panicum* grassland. Plant material, especially seeds, was also a frequent occurrence, indicating that this shrew is to some extent omnivorous.

Similarly, *P. natalensis* is quoted as being one of the commonest and most widespread rodents in Africa (Coetzee 1965). It can be an agricultural pest, and consequently its ecology is of considerable interest, particularly its feeding habits. Previous studies by Delany (1964), Hanney (1965), Field (1975), Wilson (1975) and Taylor and Green (1976) show that it is predominantly herbivorous, feeding mainly on seeds, fruits and green plant material including grasses and dicotyledons as in the present study. According to Wilson (1975), seeds of *Colophospermum mopane* are eaten, but this was not so in the present study. *P. natalensis* is also known to eat insects such as formicids, isopterans, orthopterans and coleopterans. However, there have been few detailed studies of its diet, particularly with respect to the importance of invertebrate prey. Field (1975) found that insects comprised 20 % by weight of its diet for much of the year which compares well with the proportions found in the present study. As in this study, Field (1975) also found that isopterans were the dominant insect in the diet.

There was some dietary overlap between *C. hirta* and *P. natalensis*, particularly as regards insect prey. This could lead to competition between shrews and rodents at high population densities, especially in the dry season when both fresh vegetation and insects are in short supply. Probably more significant is the combined impact of shrews and rodents as secondary consumers, particularly in the dry season when recruitment into insect populations is low. However, further work is required to discover the full extent of their predatory activities.

Acknowledgements

I am grateful to the Central Research Fund of the University of London for financial support. I am indebted to the University of Zimbabwe, Miss P. Jenkins at the British Museum (Natural History), Dr P. Denny, Professor J. Green and Dr D. Cartwright for their valuable help. Special thanks are extended to Mr and Mrs B. Brooke, Mr J. Lywood and all those at Little Court.

Zusammenfassung

Ernährungsgewohnheiten von zwei syntopen Kleinsäugern im nördlichen Zimbabwe

Untersucht wurden die Ernährungsgewohnheiten von zwei syntopischen kleinen Säugetieren, der Spitzmaus *Crocidura hirta* und der Maus *Praomys natalensis.* Beide kommen sowohl in *Panicum-* als auch in *Cyperus articulatus*-Grasland vor. Während der Trockenzeit wurden Exkremente nach Lebendfang gesammelt und analysiert. In 14 Kotproben der Spitzmaus konnten 21 verschiedene Nahrungsbestandteile identifiziert werden. 64 % aller Anteile waren Imagines von Insekten, hauptsächlich Hemipteren, Coleopteren, Isopteren und Formiciden, aber auch andere Evertebraten, hauptsächlich Araneiden waren nachzuweisen. Pflanzliche Materialien, insbesondere Saat, waren ein Teil zusätzlicher Nahrung.

In 50 Kotproben von *P. natalensis* wurden 20 verschiedene Nahrungsbestandteile identifiziert. Etwa 44 % all dieser Anteile bestanden aus Grasblättern und -halmen sowie Dicotyledonen, und 29 % war Saat. Etwa 27 % der Nahrungsanteile von *P. natalensis* waren Evertebraten, hauptsächlich Insekten (Hemipteren und Isopteren). Bei den Insekten ergeben sich einige Überschneidungen im Nahrungsspektrum dieser Kleinsäugerarten.

References

CHURCHFIELD, SARA (1982a): Food availability and the diet of the common shrew, *Sorex araneus*, in Britain. J. Anim. Ecol. **51**, 15–28.

— (1982b): A note on the diet of the African musk shrew, *Crocidura poensis.* Acta theriol. **27**, 347-350.

— (1984). Dietary separation in three species of shrew inhabiting water-cress beds. J. Zool., London, **204**, 211–228.

COETZEE, C. G. (1965): The breeding season of the Multimammate Mouse *Praomys (Mastomys) natalensis* (A. SMITH) in the Transvaal highveld. Zool. Afr. **1**, 29–39.

DELANY M. J. (1964): An ecological study of the small mammals in the Queen Elizabeth Park, Uganda. Rev. Zool. Bot. Afr. **70**, 127–147.

FIELD, A. (1975): Seasonal changes in reproduction, diet and body composition of two equatorial rodents. E. Afr. Wildl. J. **13**, 221–235.

FLAKE, L. D. (1973): Food habits of four species of rodents on a short-grass prairie in Colorado. J. Mammalogy **54**, 636–647.

HANNEY, P. (1965): The Muridae of Malawi (Africa: Nyassaland). J. Zool., London, **146**, 577–633.

HOLISOVA, V. (1966): Food of an overcrowded population of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb., in a lowland forest. Zool. Listy **15**, 207–224.

HOLLING, C. S. (1959): The components of predation as revealed by a study of the small mammal predation of European sawfly. Can. Entomol. **91**, 293–332.

MEESTER, J. (1963): A systematic revision of the shrew genus *Crocidura* in southern Africa. Transv. Mus. Mem. **13**, 1–277.

OBRTEL, R.; ZEJDA, J.; HOLISOVA, V. (1978): Impact of small rodent predation on an overcrowded population of *Diprion pini* during winter. Folia Zoologica **27**, 97–110.

PERNETTA, J. C. (1976): Diets of the shrews *Sorex araneus* L. and *Sorex minutus* L. in Wytham grassland. J. Anim. Ecol. **45**, 899–912.

PERRIN, M. R. (1980): The feeding habits of two coexisting rodents, *Rhabdomys pumilio* and *Otomys irroratus* in relation to rainfall and reproduction. Acta Oecol. Oecol. Gener. **1**, 71–89.

RAUTENBACH, I. L. (1982): Mammals of the Transvaal. Ecoplan Monograph **1**, 1–211.

ROWE-ROWE, D. T.; MEESTER, J. (1982): Habitat preferences and abundance relations of small mammals in the Natal Drakensberg. S. Afr. J. Zool. **17**, 202–209.

SHEPPE, W. A. (1973): Notes on Zambian rodents and shrews. Puku **7**, 167–190.

SMITHERS, R. H. N.; LOBÃO TELLO (1976): Checklist and atlas of the mammals of Mocambique. Mem. natn. Mus. Rhod. **8**, 1–184.

SOUTHWOOD, T. R. E. (1975): Ecological Methods. Chapman and Hall.

TAYLOR, K. D.; GREEN, M. G. (1976): The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. J. Zool., London, **180**, 367–389.

VESEY-FITZGERALD, D. F. (1962): The habits and habitats of small rodents in the Congo River region of Zambia and Tanzania. Zool. Africana **2**, 111–122.

WILSON, V. J. (1975): Mammals of the Wankie National Park, Rhodesia. Mem. natn. Mus. Rhod. **5**, 1–147.

Author's address: Dr SARA CHURCHFIELD, Department of Biological Sciences, Chelsea College (University of London), Hortensia Road, London SW10 0QR, GB

Multivariate analysis of osteometric traits in Italian moles (genus *Talpa*)

By M. Corti, Anna Loy, Maria Luisa Azzaroli and E. Capanna

Department of Animal and Human Biology, University of Rome, and Zoological Museum, University of Florence

Receipt of Ms. 16. 3. 1984

Abstract

A morphometric study was performed on skeletal components (mandible) to elucidate the taxonomical interrelationships between the Italian moles (genus *Talpa*), mainly to ascertain the specific status of *Talpa romana* Thomas. 163 specimens of *T. romana, T. europaea* and *T. caeca* were submitted to a multivariate analysis of 15 characters. The results indicate that the three taxa are well discriminated by very high eigenvalues of Discriminant Functions (DF I = 8.92425; DF II = 3.12768). The Wagner network shows a greater distance between *T. romana* and *T. europaea* than between the latter and *T. caeca*. The three taxa can be considered as different species on phenetic criteria.

Introduction

The taxonomy and the phyletic relationships of Italian moles (genus *Talpa*) still represent a controversial problem. It is believed that three different taxa exist in the Italian geographic area, i. e. *Talpa europaea* L., *T. romana* Thomas and *T. caeca* Savi. In particular the specific status of *T. europaea* and *T. romana* have not yet found a definite solution. Toschi (1959), Stein (1960) and Schwartz (1958) proposed to regard *europaea* and *romana* as different species, whereas Ellerman and Morrison-Scott (1951) and more recently Saint Girons (1973) considered *romana* a subspecies of *europaea*. Till now these taxa were considered to occupy allopatric areas: *Talpa europaea* occupies North and Central Italy, whereas *T. romana* is distributed in the central and Southern part of the country. However, no extensive samplings were made to single out possible sympatric overlaps between the distribution areas of the two taxa.

Karyological analyses carried out by Meylan (1966), Gropp (1969) and Capanna (1981) showed no difference in the karyotype patterns (diploid number 34) of *T. romana* and *T. europaea;* on the contrary, as far as *Talpa caeca* is concerned, the difference in its karyotype (diploid number 36) and its sympatric coexistence both with *T. europaea* and *T. romana* strengthen its specific status.

An attempt to discriminate these two taxa, i. e. *Talpa europaea* and *T. romana*, through a morphological approach, was carried out by Petrov (1971) on the Macedonian morphae of these taxa and, more recently, by Capanna (1981) who re-examined from the cytological and morphological point of view the topotypic population of *Talpa romana*. Both authors stressed the relevance of certain cranial and dental features in order to characterize each taxon. Undoubtedly a multivariate approach to this problem would offer an extremely sensitive instrument to evidence differences in size and shape of skeletal structures. In fact the great advantage offered by multivariate analysis mainly stands in considering simultaneously a large numbers of characters which, if regarded singly, might not be informative.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5001-0012 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 12–17

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Table

Numbers of animals and source of the material

Species	Localities	Numbers of animals ♂	♀	Total	Institutions	Collection code
Talpa romana	Ostia (Latium)	13	13	26	Dept. Animal Biol., Roma	Acr 1–26
	Roccarainola (Campania)	14	4	18	Museo Zoologico, Firenze	8168–8179; 6101; 6107–6109; 6118–6119.
Talpa europaea	Ravenna (Emilia-Romagna)	26	2	28	Museo Zoologico, Firenze	7725–7726; 8612–8637:
	Leinì (Piedmont)	20	17	37	Museo Storia Nat., Verona	690–693; 1041–1052: 1058; 1073–1073; 1108–1109; 1393; 1632–1634; 1849–1850: 2452–2461.
Talpa caeca	Gressoney (Valle d'Aosta)	21	23	44	Museo Zoologico, Firenze	6959–6968; 7411–7444.
	Val di Lanzo (Piedmont)	5	0	5	Museo Storia Nat., Verona	454; 660–662; 1310.
	Aquila (Abruzzo)	5	0	5	Museo Storia Nat., Verona	2151–2152; 2275; 2298; 2502.

As previous experiences of multivariate morphometric analysis both on laboratory strains (Festing 1972, 1973, 1976; Leamy 1975) and on wild populations of *Mus musculus domesticus* (Thorpe et al. 1982) and of *Sorex* (Hausser and Jammot 1974) demonstrated that the mandible represents a pool of highly inheritable characters, this bone was used in this research too as source of data.

Material and methods

163 animals were examined coming from the collections of the "Museo Zoologico della Specola" of the University of Florence, and of the "Museo Civico di Storia Naturale" of Verona and of the Department of Animal and Human Biology of the University of Rome (see Table).

The three taxa are represented by: i- *Talpa romana,* 26 specimens from terra typica (Ostia, Latium), 18 specimens from Southern Italy (Roccarainola, near Naples, Campania); ii- *Talpa europaea,* 28 specimens from Ravenna (Emilia-Romagna), 37 specimens from Leinì (near Turin, Piedmont); iii- *Talpa caeca,* 44 specimens from Gressoney (Val d'Aosta), 5 specimens from Val di Lanzo (near Turin, Piedmont), 5 specimens from l'Aquila (Abruce).

On each left mandible 15 measures were taken (Fig. 1) after placing the bone on a photographic negative of mm-graph paper reduced 9 times, accordingly to a quick method elaborated by Festing (1972) and modified by Thorpe et al. (1982). The mandible was kept in place by two fixed glass slides, and observed through a binocular microscope. As all the individuals belong to the same age class (adults), it was not necessary to eliminate the influence of allometric growth as Thorpe et al. (1982) did.

The main purpose of this study was not only to display morphometric divergence and relative similarity among taxa, but also to find a methodology which could set up assignement or identification rules for further specimens whose taxonomical position is unknown. Principal Component Analysis (PCA) and Discriminant Function Analysis (DFA) are the multivariate statistical procedures especially appropriate for these purposes. PCA allows to order the individuals in the space and can single out separate groups that cannot a-priori be determined; DFA maximizes the amount of variation among groups relative to that within groups. Nevertheless this statistic procedure re-

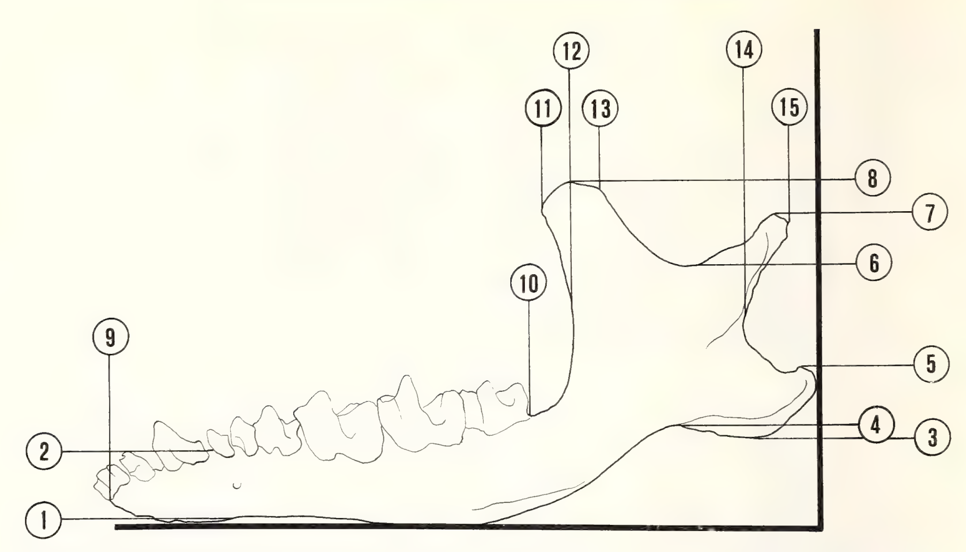


Fig. 1. Recorded characters for the left mandible. The bone is placed on photographic negative of mm-graph paper reduced 9 times and observed through a binocular microscope. The constant position is obtained by laying the mandible against two fixed glass slides

quires: i- a-priori defined groups and ii- respect of the assumption of multivariate normality and homogeneus variance-covariance among groups. Consequently, each DFA was carried out using, as new data, the component scores from previously computed PCA. According to this procedure it is impossible to go back again to the discriminant power of single characters or combination of characters: this objective was infact trivial to the aim of this study.

P4M and P7M programs (BMDP 79, Biomedical Computer Programs, Health Science Computing Facility, University of California, L. A.) were used for multivariate analyses carried out on a Sperry Univac EXEC 1100 computer (Centro di Calcolo Interfacoltà, University of Rome).

Results and discussion

Since the first main question concerns the morphometric distinction between *Talpa romana* and *Talpa europaea,* the analysis was carried out considering the *europaea/romana* Operational Taxonomic Units (OTUs) on the basis of their geographic locality (Fig. 2).

PCA performed pooling the two sexes does not identify a clear separation between taxa; whereas PCA computed on each sex separately allows to distinguish well separated groups. Sexual dimorphism affects seriously the pattern of distribution of specimens in the multidimensional space, on the contrary of what was indicated in other studies (Hausser and Jammot 1974). Moreover it is important to isolate sexual dimorphism from other components of intraspecific non-geographic variation (Thorpe 1976).

The component scores computed on each sex separately were used as new data matrix for DFA. Discriminant Functions (DF) clearly distinguish two different categorical clusters, one for the *T. romana* populations and another for the *T. europaea* ones, as indicated by the high eigenvalues of the first two DFs (DF I = 5.30836; DF II = 0.64022), the canonical correlation is 0.91732 and 0.62476 respectively. A cline of morphometric variation according to the geographic distribution of the taxa is not recognizable (Fig. 2); this pattern of categorical cluster rules out the possibility that the two taxa may be considered separated at a subspecific level. On the other hand, the relative similarity among OTUs, computed from a matrix of Manhattan distances between population means are large enough to consider *Talpa europaea* and *Talpa romana* as belonging do different phenetic species (sensu Sneath and Sokal 1973) (Fig. 2).

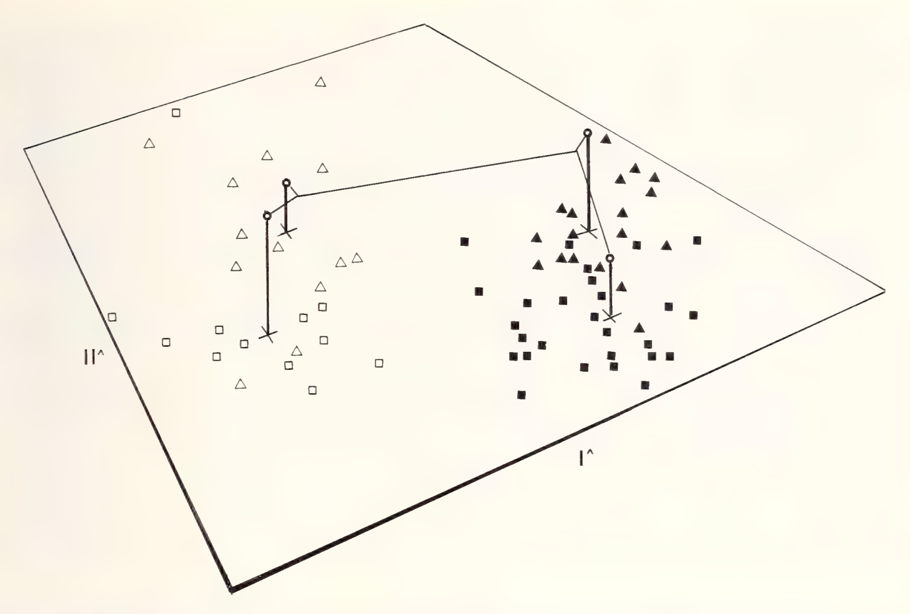


Fig. 2. A three-dimensional network computed from the matrix of Manhattan distances between population means is superimposed to the canonical bivariate plot which represents the distribution of four *europaea/romana* populations. Vertical axis is the 3rd canonical variate. These results are referred to the analysis performed on one sex (males). A similar pattern was obtained for females. △ *Talpa romana* from terra typica; □ *Talpa romana* from southern Italy; ▲ *Talpa europaea* from Piedmont; ■ *Talpa europaea* from Ravenna

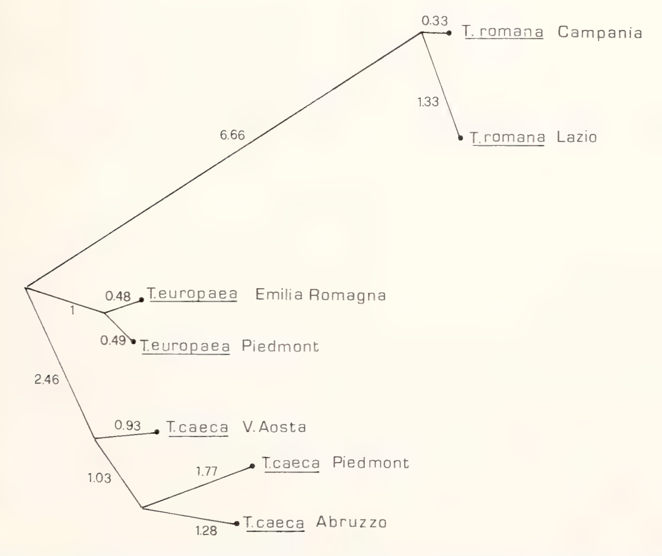


Fig. 3. A Wagner network computed from matrix of Manhattan distances between populations means of the 7 populations of *Talpa romana, T. europaea* and *T. caeca* (males only). Numbers refer to the Manhattan distances

The same procedure was then carried out on the three major taxa, including *Talpa caeca,* which is definitively accepted as a separate species. The DFA performed using as new data the scores of the first ten Principal Components led to the elaboration of two Discriminant Functions with very high eigenvalues (DF I = 8.92425; DF II = 3.12768); the canonical correlation for these two functions is 0.94828 and 0.8704 respectively. The Jacknifed classification indicated a correct mean classification percentage of 96.6 %. These results are relative to the males' sample but the same pattern was observed for females.

As from these data a very high discrimination among the groups is evident, it is possible, according to the introductory premises, that additional misclassified specimens could be correctly assigned to their own specific taxon.

Finally PCA and DFA were performed considering the single populations of *Talpa europea, T. romana* and *T. caeca* as OTUs, on the basis of their geographic distribution, to establish their relationships. In this case, since the female samples were too scanty (see Table 1) to perform a DFA for single population, the analysis was conducted for males only. A Wagner network (Farris 1972) was computed from the matrix of Manhattan distances between the population means (Fig. 3); such a network shows a greater distance between *Talpa romana* and *Talpa europaea* than between the latter and *Talpa caeca.* It seems that, at least on a phenetic basis, *Talpa romana* and *Talpa europaea* should be considered as distinct species, especially considering the relative distance from *Talpa caeca,* whose specific status is universally accepted.

Acknowledgements

The authors are grateful to Dr. Roger S. Thorpe for the critical suggestions and to Dr. Giuseppe Osella for the access to the collections of the Verona Museum. This research was supported by grants of the National Research Council (CNR n° 8202722) and of the Italian Ministry of Education (MPI 40).

Zusammenfassung

Multivariate Analyse von Knochenmaßen italienischer Maulwürfe (Gattung Talpa)

Durchgeführt wurde eine morphometrische Studie an Knochen (Mandibeln), um die taxonomische Beziehung zwischen den italienischen Maulwürfen (Gattung *Talpa*) zu untersuchen und speziell, um den spezifischen Status von *Talpa romana* Thomas zu ermitteln. 163 Individuen von *T. romana, T. europaea* und *T. caeca* wurden einer multivariaten Analyse mit 15 Merkmalen unterworfen. Die Resultate zeigen, daß die drei Taxa sich gut durch sehr hohe Eigenwerte der Diskriminanz-Funktionen (DF I = 8.92425; DF II = 3.12768) unterscheiden. Das „Wagner-network" zeigt eine größere Distanz zwischen *T. romana* und *T. europaea* als zwischen *T. europaea* and *T. caeca.* Auf Grund phänetischer Kriterien können die drei Taxa als verschiedene Arten angesehen werden.

References

Capanna, E. (1981): Caryotype et morphologie cranienne de *Talpa romana* Thomas de terra typica. Mammalia **45,** 71–82.

Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Check list of Palearctic and Indian Mammals. Brit. Mus. N. H., London.

Farris, J. S. (1972): Estimating phylogenetic trees from distance matrices. Amer. Nat. **106,** 645–668.

Festing, M. (1972): Mouse strain identification. Nature **238,** 351–352.

— (1973): A multivariate analysis of subline divergence in the shape of the mandible in C 57 BL/GR mice. Genet. Res. **21,** 121–132.

— (1976): Phenotypic variability of inbred and outbred mice. Nature **263,** 230–232.

Gropp, A. (1969): Cytologic mechanisms of karyotype evolution in Insectivores. In: Comparative Mammalian Cytogenetics. Ed. by K. Benirschke. New York: Springer. 247–266.

Hausser, J.; Jammot, D. (1974): Etude biometrique des Machoires chez le *Sorex* du groupe *araneus* en Europe Continentale (Mammalia, Insectivora). Mammalia **38,** 324–343.

Leamy, L. (1975): Component analysis of osteometric traints in randombred house mice. Syst. Zool. **24,** 176–190.

Meylan, A. (1966): Données nouvelles sur les chromosomes des Insectivores Européens (Mammalia). Rev. Suisse Zool. **73,** 548–558.

Petrov, B. M. (1971): Taxonomy and distribution of moles (genus *Talpa* Mammalia) in Macedonia. Acta Mus. Maced. Sci. Nat. **12**, 117–136.
Saint-Girons, M.-Ch. (1973): Les Mammifères de France et du Benelux (Faune marine exceptée). Paris, Doin.
Schwartz, E. (1958): Revision of the old world Moles of the genus *Talpa*, Linnaeus. Proc. Zool. Soc. London **118**, 320–322.
Sneath, P. H. A.; Sokal, R. R. (1973): Numerical Taxonomy. San Francisco: Freeman and Co.
Stein, G. H. W. (1960): Schädelallometrien und Systematik bei altweltlichen Maulwürfen (Talpinae). Mitt. Zool. Mus. Berlin **36**, 1–48.
Thorpe, R. S. (1976): Biometric analysis of geographic variation and racial affinities. Biol. Rev. **51**, 407–452.
Thorpe, R. S.; Corti, M.; Capanna, E. (1982): Morphometric divergence of Robertsonian population-species of *Mus*: a multivariate analysis of size and shape. Experientia **38**, 920–923.
Toschi, A. (1959): Insectivora. In: Fauna d'Italia. Mammalia: Generalità, Insettivori e Chirotteri. Ed. by A. Toschi and B. Lanza. Bologna: Calderini. Vol. **4**, 65–186.

Authors' addresses: Dr. Marco Corti, Dr. Anna Loy and Dr. Ernesto Capanna, Dipartimento di Biologia Animale e dell'Uomo, Università di Roma "La Sapienza", Via Borelli 50, I-00161 Roma; Dr. Maria Luisa Azzaroli, Museo Zoologico della Specola, Università di Firenze, Via Romana 17, I-50125 Firenze, Italy

Die ontogenetische Entwicklung der Vokalisation bei *Phyllostomus discolor* (Chiroptera)

Von G. Rother und U. Schmidt

Zoologisches Institut der Universität Bonn

Eingang des Ms. 6. 12. 1984

Abstract

Ontogenetic development of vocalization in Phyllostomus discolor (Chiroptera)

Investigated was the development of the isolation calls and the echolocation sounds in the Lesser Spear-Nosed-Bat *(Phyllostomus discolor)*. The isolation call occurs from birth till about 45 days of age. It has a duration of 40–75 ms, and is composed of 4–6 undulating harmonics. The fundamental, containing the main energy, is undulating between 10 and 28 kHz. These calls are emitted in series with a maximal repetition rate of 10/s. There are marked individual differences in time structure and frequency patterning; these individual characteristics are maintained throughout ontogenesis.

Spontaneously emitted echolocation sounds were registered from day 10 on (in younger bats this type of vocalization can be elicited by moving the animal quickly). The duration of the sounds decreases from 5–12 ms in the first week of life to about 1 ms (adult level) in the fourth week. Echolocation sounds consist of 5–6 downwards sweeping harmonics (frequency range of the 3rd harmonic 70 to 45 kHz). The 3rd or 4th harmonic contains the main energy; in younger bats the lower harmonics are relatively more intense than in older ones. At an age of 5–6 weeks, when the bats gain their flight ability, the echolocation sounds are indistinguishable from the sounds of adults.

In choice experiments the mothers had to discriminate between their own young one and another baby bat. Up to an age of 14 days the mothers always flew directly to their own, calling offspring (older juveniles actively approached their mothers). The young ones are apparently identified by their isolation calls; there were no specific social calls from the mothers during the reunion.

Einleitung

Die Vokalisation erfüllt bei den Mikrochiropteren zwei Funktionen: zum einen besitzen Fledermäuse spezielle Ortungslaute, die der Orientierung dienen, zum anderen finden sich

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5001-0017 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 17–26

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

bei den meisten Spezies zusätzlich Kommunikationslaute, die soziale Interaktionen bei den in völliger Dunkelheit lebenden Tieren erleichtern. Unabhängig vom Grad der sozialen Organisation einer Fledermausart ist in der frühen Jugend stets eine enge Bindung zwischen Mutter und Jungtier vorhanden, die ein individuelles Kennen voraussetzt. Für die Identifikation müssen olfaktorische und/oder akustische Merkmale der Jungtiere entscheidend sein, da visuelle Parameter aufgrund der Lebensweise nicht in Betracht kommen.

Bei allen Fledermausarten stoßen isolierte Jungtiere niederfrequente Laute aus, die situationsbezogen als Verlassenheitslaute (Stimmfühlungslaut, isolation call) (MÖHRES 1953; KULZER 1962; GOULD 1971; BROWN 1976) bezeichnet werden. Bei einigen Arten wird diskutiert, ob sich aus dem Verlassenheitslaut der Ortungslaut entwickelt (KONSTANTINOV 1973), in den meisten Fällen entstehen die Ortungslaute jedoch völlig unabhängig von den Soziallauten (BROWN und GRINNELL 1980). Ziel unserer Untersuchungen war es zu klären, wie sich die verschiedenen Lauttypen bei der Kleinen Lanzennase *(Phyllostomus discolor)* ausbilden und welche Rolle die Laute beim individuellen Erkennen zwischen Mutter und Jungtieren spielen.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an 9 Jungtieren (Jt) (6 ♂♂; 3 ♀♀) von *Phyllostomus discolor* durchgeführt, die in der Kolonie (6 ♂♂; 7♀♀) des Zoologischen Instituts Bonn zwischen 1981 und 1983 geboren wurden. Die Elterntiere stammen aus Kolumbien.

Für die Lautaufnahmen wurden die Jt alle 2 bis 3 Tage für 10 bis 15 Minuten von der Mutter isoliert und in einen mit Samt ausgeschlagenen Käfig (80 × 60 × 80 cm) gesetzt. Die Aufzeichnung der Laute erfolgte parallel mit einem Ultraschallmikrophon (Brül + Kjaer 4125 mit Vorverstärker B + K 2618) und einem QMC-Bat-Detector auf einem Hochfrequenztonbandgerät (Lennartz 6000/800); die Lautanalyse wurde mit Speicheroszillograph (Tektronix 5113), Sonagraph (Kay-Electric 7029) und Frequenzspektrograph (Nicolet UA 500 A) vorgenommen. Pro Tag und Tier wurden 20 Verlassenheitslaute und bis zu 15 Ortungslaute analysiert (in den ersten Lebenstagen waren nur wenige Ortungslaute registrierbar).

Um einen Hinweis auf die Funktion der Verlassenheitslaute zu bekommen, wurde bei 5 Jt geprüft, ob die Mütter ihre eigenen Jungen akustisch von fremden Jt unterscheiden können. Dazu wurden jeweils 2 Jt in 30 cm Abstand voneinander an die Rückwand des Aufnahmekäfigs gesetzt und eine der Mütter aus der Hand in den Käfig einfliegen gelassen. Der Abstand zu den Jt betrug 80 cm.

Ergebnisse

Entwicklung der Jungtiere

Bei Geburt erscheinen die Jungtiere unbehaart und unpigmentiert; die Haut ist faltig und leicht verschiebbar. Nach 2 bis 4 Tagen beginnt, verbunden mit dunkler Pigmentierung der Haut, im hinteren Drittel des Rückens das Fellwachstum (Abb. 1). Von dort breitet sich die Behaarung erst lateral und dann nach cranial hin aus. Im Alter von 5 bis 6 Wochen ist das Fellwachstum abgeschlossen, und die Fellfärbung gleicht der adulter Tiere. Augen und Ohren der Jt sind bereits am 1. Tag offen. Das Geburtsgewicht (ca. 11 g) entspricht nahezu einem Viertel des Adultgewichtes; innerhalb der ersten 3 Wochen wird das Gewicht verdoppelt und mit ca. 7 Wochen das Adultgewicht erreicht (Abb. 2). Die Kopf-Rumpf-Länge beträgt bei Geburt 44–50 mm. Mit der Unterarmlänge von ca. 39 mm besitzen die Neugeborenen fast 50 % des Adultwertes, den sie im Alter von 50 bis 60 Tagen erreichen (Abb. 3). Bei Gewicht und Unterarmlänge treten keine geschlechtsspezifischen Unterschiede auf.

Während der ersten 6 bis 8 Lebenstage werden die Jt ständig, an einer Zitze festgebissen, von der Mutter getragen (Abb. 1a). Die Augen sind dabei geschlossen, und die nach vorne geklappten Ohrmuscheln überdecken den Gehörgang. Vom 12. bis 17. Tag an sind die Jt



Abb. 1. Jungtiere von *Phyllostomus discolor* im Alter von 4 Tagen mit Mutter (a), 9 Tagen (b) und 20 Tagen (c)

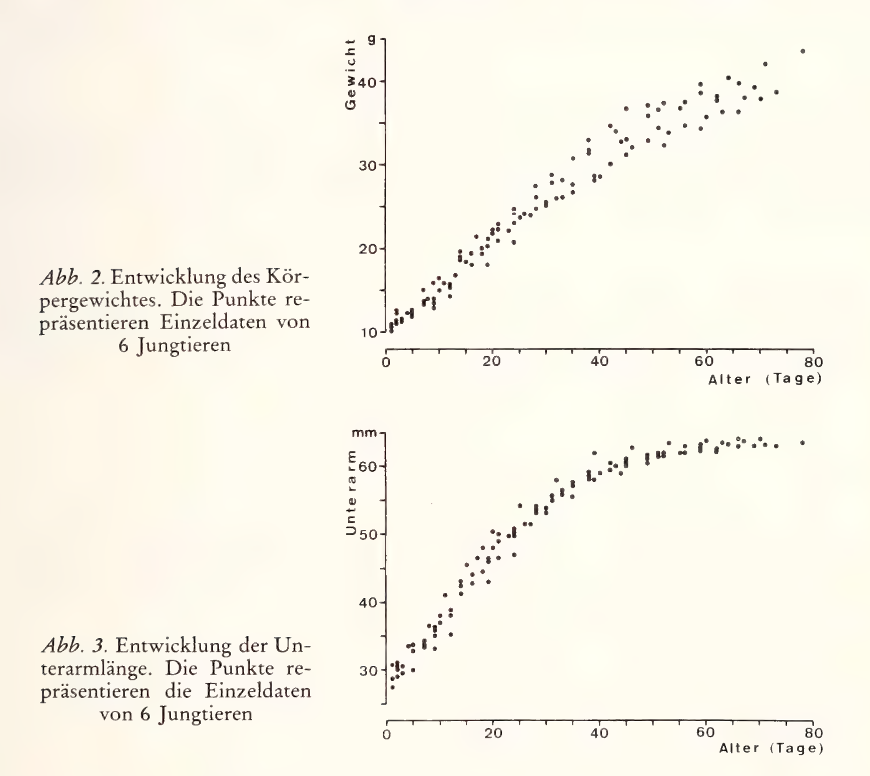


Abb. 2. Entwicklung des Körpergewichtes. Die Punkte repräsentieren Einzeldaten von 6 Jungtieren

Abb. 3. Entwicklung der Unterarmlänge. Die Punkte repräsentieren die Einzeldaten von 6 Jungtieren

häufiger allein anzutreffen. Erste Flugversuche lassen sich im Alter von ca. 25 Tagen beobachten (vorher werden die Flügel zwar ausgebreitet, aber nicht auf- und abgeschlagen); mit 38 bis 46 Tagen können die Jt sicher fliegen. In der 8. Lebenswoche beginnen sie selbständig zu fressen; Säugen konnte bis zum 60. Tag beobachtet werden. Eine Fütterung durch die Mütter oder andere Koloniemitglieder, die z. B. bei *Desmodus* zu finden ist (Schmidt und Manske 1973; Schmidt et al. 1980) und auch bei *Molossus molossus* beobachtet wurde (Häussler et al. 1981), war bei *Phyllostomus discolor* nicht festzustellen.

Verlassenheitslaut

Der bei weitem häufigste Kommunikationslaut juveniler *P. discolor* ist der Verlassenheitslaut. Er wird geäußert, wenn die Jt von ihren Müttern getrennt werden.

Der Verlassenheitslaut wird durch das Maul ausgestoßen und besitzt eine Dauer von 40–75 ms; seine Intensität kann bis zu 95 dB SPL (bezogen auf 10 cm Abstand) betragen. Er besteht aus 4–6 Harmonischen, von denen immer der Grundton die Hauptenergie trägt; zu höheren Harmonischen hin nimmt die Energie kontinuierlich ab. Der Frequenzbereich des Grundtones liegt zwischen 10 und 28 kHz. Der Frequenzverlauf zeigt eine wellenförmige Modulation, wobei innerhalb des Lautes die Aufwärtsmodulation unterdrückt sein kann. Dadurch besteht der Laut häufig aus 2, seltener aus 3 Elementen. Die Laute werden meist in Serien abgegeben, die maximale Wiederholrate beträgt ca. 10 Laute/s.

Die Verlassenheitslaute der einzelnen Jt besitzen individuelle Unterschiede in Zeitstruktur und Frequenzverlauf (Abb. 4 und 5). So finden sich z. B. bei Jt A eine relativ langsame Frequenzmodulation, meist 2 Modulationswellen, und oft eine lange Unterbrechung innerhalb der Laute; Jt B besitzt stets 3 Abwärts- und 2–3 Aufwärtsmodulationen mit 1–2 Unterbrechungen; für Jt C sind 3–5 schnelle Modulationswellen charakteristisch, und die Laute von Jt D sind fast immer durch eine lange Pause (20 ± 3,1 ms) in 2 Elemente gegliedert. Obwohl im Laufe der Ontogenese leichte Veränderungen in den Verlassenheitslauten auftreten (z. B. besteht bei den Tieren A und C eine Tendenz zu schnellerer Frequenzmodulation), bleibt die Individualität der Laute bei allen Jt bestehen. Vergleicht man die Laute 2 und 15 Tage alter Tiere (Abb. 4 und 5), so fällt auf, daß die charakteristi-

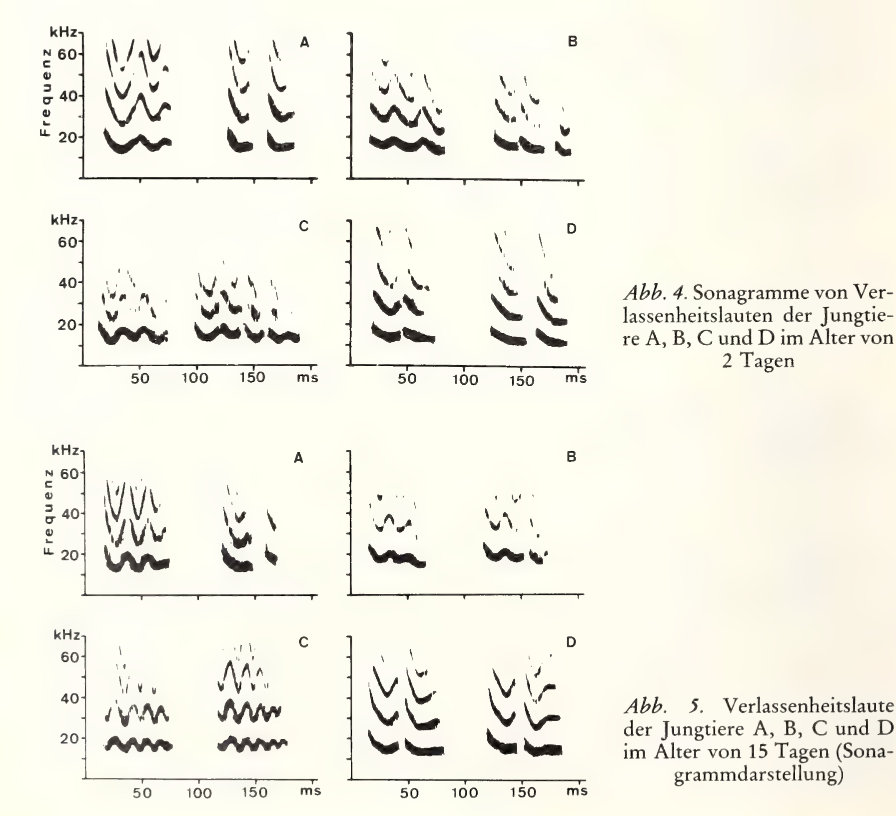


Abb. 4. Sonagramme von Verlassenheitslauten der Jungtiere A, B, C und D im Alter von 2 Tagen

Abb. 5. Verlassenheitslaute der Jungtiere A, B, C und D im Alter von 15 Tagen (Sonagrammdarstellung)

schen Merkmale bei allen Jungtieren erhalten bleiben. Bei verlangsamter Wiedergabe der Verlassenheitslaute sind die einzelnen Jt während der gesamten Jugendzeit auch vom Menschen akustisch identifizierbar.

Die Abgabe der Laute ist altersabhängig und wird in starkem Maße von der Versuchssituation beeinflußt. In den ersten 2 Lebenswochen ruft ein isoliertes Jungtier fast ununterbrochen; es finden sich nur kurze Pausen zwischen den sehr langen Lautserien. Nach dem 20. Tag verkürzen sich die Serien auf maximal 12 Laute, und es treten häufig lange Pausen auf. Bei keinem der Jungtiere konnten nach dem 45. Lebenstag noch Verlassenheitslaute registriert werden. Ein Jungtier, das keinen akustischen Kontakt zu Artgenossen besitzt, zeichnet sich durch relativ große Pausen zwischen den Lauten aus (Intervallzeiten Tag 10: zwischen 90 ms und 8 s; Tag 20: zwischen 130 ms und mehreren Minuten). Sobald jedoch die Ortungslaute der Mutter oder einer anderen *Phyllostomus discolor* zu hören sind, erhöht sich die Wiederholrate der Laute unabhängig vom Alter der Jungtiere (Intervallzeiten Tag 10: zwischen 55 und 125 ms; Tag 20: zwischen 60 und 125 ms). Die Ortungslaute anderer Fledermausarten (z. B. *Carollia perspicillata*, Fam. Phyllostomatidae) haben dagegen keinen Einfluß auf die Wiederholrate der Verlassenheitslaute.

Ortungslaut

Neben dem Verlassenheitslaut findet man schon während der ersten Lebenstage einen zweiten Lauttyp, der im Laufe von ca. 3 Wochen in den Ortungslaut übergeht. Bei sehr jungen Tieren konnte dieser Laut nur dann registriert werden, wenn die in der Hand gehaltenen Jt schnell nach unten bewegt wurden. Vom 10. Lebenstag an wurden nur spontan emittierte Laute ausgewertet.

Dieser Lauttyp besteht aus 5–6 Harmonischen, die abwärts frequenzmoduliert sind. Die 3. oder 4. Harmonische trägt meist die Hauptenergie; während der ersten 3 Lebenswochen ist jedoch die 1., teilweise auch die 2. Harmonische, relativ stärker betont als in den Ortungslauten älterer Tiere (Abb. 6). Der Frequenzbereich der Harmonischen erhöht sich

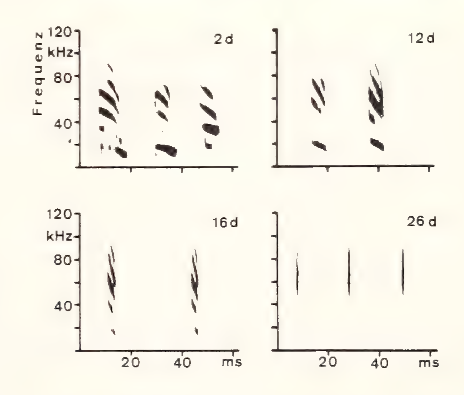


Abb. 6. Sonagramm von Ortungslauten des Jungtiers A am 2., 12., 16. und 26. Lebenstag

im Laufe der ersten beiden Wochen geringfügig (z. B. Ober- und Untergrenze der 3. Harmonischen; $\bar{x} \pm s$: Tag 5: 55,5 ± 7,2 bis 35,8 ± 7,1 kHz, n = 10; Tag 12: 66,5 ± 7,2 bis 43,8 ± 3,3 kHz, n = 10; adult 73,6 ± 6,3 bis 44,0 ± 3,7 kHz, n = 68) (Abb. 7).

Die Dauer der Ortungslaute ist bei jungen und älteren Tieren unterschiedlich (Abb. 8). In der ersten Lebenswoche sind die Laute 5–12 ms lang; mit zunehmendem Alter nimmt die Lautdauer kontinuierlich ab, bis in der 4. Woche, mit ca. 1 ms, die Adultwerte der Ruhelaute erreicht werden (im Flug wird die Lautdauer der jeweiligen Orientierungssituation angepaßt; ROTHER und SCHMIDT 1982). Die Ortungslaute sind dementsprechend bei jungen Tieren sehr viel geringer frequenzmoduliert als bei adulten. Die mittlere Modula-

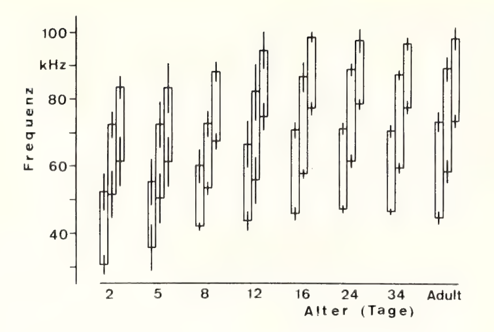


Abb. 7. Frequenzentwicklung der Ortungslaute. Die Säulen geben die Frequenzober- und -untergrenze (-20 dB-Grenze) der 3., 4. und 5. Harmonischen an (senkrechte Linien: Standardabweichung)

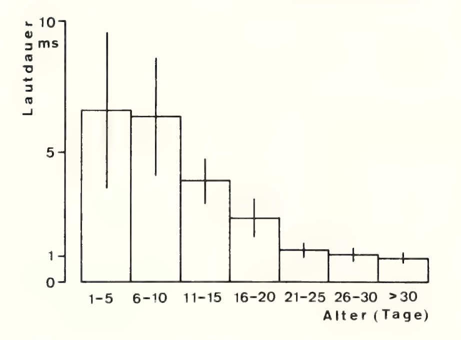


Abb. 8. Dauer der Ortungslaute von Jungtieren unterschiedlichen Alters. Die Säulen geben den Mittelwert der Altersklassen, die senkrechten Linien die Standardabweichung an

tionsrate beträgt in der ersten Woche ca. 3 kHz/ms; sie steigt in der 2. Woche auf ca. 6 kHz/ms an und hat auch in der 4. Woche mit ca. 23 kHz/ms den Adultwert (ca. 33 kHz/ms) noch nicht ganz erreicht. Im Alter von 5–6 Wochen, wenn die Jt zu fliegen beginnen, sind die Ortungslaute von denen adulter Tiere nicht mehr zu unterscheiden.

Individuelles Erkennen zwischen Mutter und Jungtier

In den Wahlexperimenten, bei denen die Mütter aus 80 cm Entfernung ihr eigenes Junges von einem fremden Jt unterscheiden mußten, sollte die Hypothese geprüft werden, ob die strukturellen Unterschiede in den Verlassenheitslauten geeignet sind, ein individuelles Erkennen zu ermöglichen.

Bis zum 14. Lebenstag blieben die Jungtiere bei diesen Versuchen an dem experimentell vorgegebenen Ort; ältere Jt kletterten meist in die Ecken des Käfigs, so daß der Abstand zwischen den Jungtieren dann größer als 30 cm war. Verlassenheitslaute wurden stets von beiden Jungtieren abgegeben, sobald von einer adulten *P. discolor* Ortungslaute ausgestossen wurden.

Das Verhalten der Mütter änderte sich mit dem Alter der Jt. In den ersten 2 Lebenswochen flog die Mutter immer sofort ihr eigenes Junges direkt an. Sie landete auf oder unmittelbar neben ihm und dirigierte das Jt durch Schieben mit dem Kopf und Anheben eines Flügels an eine Zitze. Nach 10–60 s waren Jungtiere dieses Alters stets an der Zitze festgebissen. Nach der 2. Woche wird das Jungtier nicht mehr direkt angeflogen. Das ♀ landet in einer Käfigecke und wird von dem nun schon sehr agilen Jt aktiv aufgesucht. Dieses Verhalten zeigen die älteren Jungtiere nicht nur gegenüber den eigenen Müttern. Isolierte Jungtiere suchen stets die Nähe anderer *P. discolor*; auch zu fremden, nicht laktierenden ♀♀ und selbst zu ♂♂ wird Kontakt gesucht. Jedoch nur die Mutter läßt ihr eigenes Junges unter den Flügel und an die Zitze. Die Ergebnisse der Wahlexperimente sind in Tab. 1 zusammengefaßt.

Bei älteren Jungtieren wurde die Auswahl zwischen der Mutter und einem fremden,

Tabelle 1

Wahlexperimente mit den Muttertieren (a–e) zur Unterscheidung zwischen eigenem und fremden Jungtier (A–E)

Mutter (M)	Jungtiere (Jt)	Alter der Jt (Tage)	Reunion	aktiver Partner
a	A / E	2 / 21	aA	M
e	E / A	21 / 2	eE, eE[1]	Jt, Jt
a	A / E	5 / 24	aA	M
e	E / A	24 / 5	eE	Jt
a	A / E	9 / 28	aA	M
a	A / E	12 / 31	aA, aA	M, M
e	E / A	31 / 12	–	–
a	A / B	23 / 2	aA	Jt
b	B / A	2 / 23	bB, bB	M, M
a	A / B	26 / 5	aA	Jt
b	B / A	5 / 26	bB, bB	M, M
b	B / C	5 / 1	bB, bB	M, M
c	C / B	1 / 5	cC, cC	M, M
b	B / C	9 / 5	bB	M
c	C / B	5 / 9	cC, cC	M, M
b	B / C	12 / 8	bB, bB	M, Jt
c	C / B	8 / 12	cC	M
d	D / C	2 / 8	dD, dD	M, M
c	C / D	8 / 2	cC	M
d	D / B	2 / 12	dD	M
b	B / D	12 / 2	bB	Jt
b	B / C	19 / 15	bB	Jt
c	C / B	15 / 19	cC	Jt
c	C / D	15 / 9	cC	Jt
d	D / C	9 / 15	dD	M

[1] Zwei Versuche mit gleicher Kombination

ebenfalls laktierenden Weibchen getestet. Obwohl sich die beiden Weibchen stets nebeneinander hängten, suchte das Jungtier in allen Versuchen die eigene Mutter auf und war nach spätestens 3 min an einer der Zitzen festgebissen. Von den adulten Weibchen konnten in dieser Versuchssituation nur Ortungslaute registriert werden, spezielle Soziallaute traten nicht auf.

Diskussion

Trotz des zum Teil sehr unterschiedlichen Entwicklungszustandes bei der Geburt (Gould 1974), den verschiedenen Anforderungen, die an die Jungenaufzucht gestellt werden und der beträchtlich differierenden Dauer der mütterlichen Fürsorge, sind die Charakteristika in der Entwicklung der Vokalisation bei den Fledermäusen recht einheitlich. Bei allen daraufhin untersuchten Mikrochiropteren tritt als erste Vokalisation in der Ontogenese stets der Verlassenheitslaut auf, der möglicherweise den Zusammenhalt zwischen Mutter und Jungtier gewährleistet. Während dieser Lauttyp schon kurz nach der Geburt registriert werden kann, finden sich Vorstufen der Ortungslaute normalerweise erst bei etwas älteren Jungtieren.

Der Verlassenheitslaut ist für die Lokalisation aus größerer Entfernung besonders geeignet, da bei ihm die Hauptenergie stets in einem tieferen Frequenzbereich liegt als bei den Ortungslauten und dadurch eine größere Reichweite erzielt wird. Außerdem sind diese Laute recht intensiv; bei juvenilen *Phyllostomus* liegen sie mit ca. 95 dB SPL (10 cm vor dem Maul gemessen) um ca. 10 dB über den Ruhelauten adulter Tiere. Auch ihre

Variabilität ist größer als beim Ortungslaut, was eine gewisse Individualität ermöglicht. Individuelle Unterschiede in den Verlassenheitslauten wurden bei so verschiedenen Familien wie Vespertilioniden, Molossiden, Noctilioniden und Phyllostomatiden gefunden (Tab. 2). Meist liegen die Unterschiede im Frequenz-Zeit-Muster der Laute (z. B. *Antrozous, Phyllostomus)*, manchmal ist zusätzlich die Anzahl der Elemente pro Laut charakteristisch für ein bestimmtes Jungtier (z. B. bei *Desmodus*). Die individuellen Unterschiede bleiben während der Ontogenese erhalten (Brown 1976; Schmidt et al. 1982).

Tabelle 2

Vergleich von Entwicklungsdaten bei verschiedenen Fledermausarten

	Verlassenheitslaute registrierbar bis (Tage)	individuelle Unterschiede	Entwicklung d. Ortungslaute untersucht	Säugen bis (Tage)	selbständig Fliegen ab (Tage)	Literatur
Myotis lucifugus	19	+	+	/	19–20	Gould 1971; Barclay et al. 1979; Buchler 1980
Myotis oxygnathus	20	?	+	/	/	Konstantinov 1973
Myotis velifer	14	?	+	26	21	Brown 1976; Brown und Grinnell 1980
Myotis myotis	32	+	+	~50	38–43	Kolb 1981; Eisentraut 1936
Eptesicus fuscus	19	?	+	/	21–23	Gould 1971
Antrozous pallidus	19	+	+	55	28–31	Brown 1976
Rhinolophus ferrumequinum	20	–	+	/	/	Konstantinov 1973; Matsumura 1977, 1981
Molossus molossus	60	+	–	~65	21–28	Häussler et al. 1981
Noctilio albiventris	28	+	+	~90	35–45	Brown et al. 1983
Desmodus rotundus	~300	+	–	~270	50–60	Schmidt u. Manske 1973; Schmidt et al. 1980, 1982
Phyllostomus discolor	45	+	+	~60	38–46	vorl. Arbeit

Da bei allen bisher daraufhin untersuchten Fledermausspezies eine Mutter stets ihr eigenes Junges großzieht (Bradbury 1977; Gustin 1984), ist ein individuelles Erkennen notwendig. Prinzipiell kann die Identifikation entweder olfaktorisch oder akustisch erfolgen. Auf größere Entfernungen bieten akustische Signale beträchtliche Vorteile, während eine olfaktorische Identifizierung nur im Nahbereich möglich ist. Bei *Phyllostomus* wird die Mutter zumindest in den ersten Lebenstagen eindeutig von den Verlassenheitslauten zu dem eigenen Jungtier geleitet; auch bei *Carollia* konnte ein ausschließlich akustisches Erkennen nachgewiesen werden (Porter 1979). Ab der 3. Lebenswoche war für die Reunion nicht mehr die Mutter der aktive Partner, sondern das Jungtier suchte seine Mutter auf. Wie bei *Tadarida condylura* (Kulzer 1962) scheinen sich die Jungtiere dabei auch bei *Phyllostomus* von den Ortungslauten der adulten Tiere leiten zu lassen. Mütterliche Richtlaute (directives), wie sie z. B. von *Antrozous* bekannt sind (Brown 1976), konnten in unseren Experimenten nicht nachgewiesen werden. Eine akustische Differenzierung zwischen den Adulttieren ist offenbar nicht möglich. Die Jungtiere suchen unterschiedslos jedes adulte Tier auf; die Auswahl erfolgt dann durch die Mutter, die nur ihr eigenes Junges an die Zitze läßt. Inwieweit hier die Verlassenheitslaute zur Identifizierung beitragen, oder ob das Erkennen olfaktorisch erfolgt, bleibt unklar. In der 5. Lebenswoche verlieren die Verlassenheitslaute allmählich an Bedeutung und treten, noch ehe das Junge selbständig fliegen kann, nicht mehr auf. Bei vielen anderen Fledermausarten finden sich ähnliche Verhältnisse, nur *Molossus* und *Desmodus* bilden Ausnahmen (Tab. 2).

Nur bei wenigen Spezies ist der Verlassenheitslaut als Vorstufe des Ortungslautes zu betrachten (z. B. *Rhinolophus,* Konstantinov 1973); bei den meisten Arten tritt schon frühzeitig ein zweiter Lauttyp auf, der sich allmählich zum Ortungslaut der adulten Fledermäuse entwickelt. Wie bei *Phyllostomus* besteht auch bei anderen Arten (*Myotis oxygnathus,* Konstantinov 1973; *Antrozous pallidus,* Brown 1976; *Noctilio albiventris,* Brown et al. 1983) die Tendenz, diesen Lauttyp im Laufe der Zeit zu verkürzen. Auch sind die niederen Frequenzbereiche anfangs stärker betont, bzw. die Frequenz der Laute steigt mit zunehmendem Alter an (z. B. *Myotis lucifugus,* Buchler 1980). Inwieweit dieser Lauttyp, ehe er seine Funktion als Ortungslaut erfüllt, auch eine soziale Funktion besitzt, muß weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Danksagungen

Herrn Dr. H. Erkert danken wir für die Überlassung der Fledermäuse, der Deutschen Forschungsgemeinschaft für finanzielle Unterstützung.

Zusammenfassung

Bei der Kleinen Lanzennase *(Phyllostomus discolor)* wurde die ontogenetische Entwicklung der Verlassenheits- und der Ortungslaute untersucht. Die oral abgegebenen Verlassenheitslaute sind von Geburt an bis ca. zum 45. Lebenstag registrierbar. Sie besitzen deutliche individuelle Unterschiede in ihrer Frequenz-Zeit-Struktur. Bis zur 3. Lebenswoche läßt sich in Zweifach-Wahl-Versuchen nachweisen, daß die Mütter anhand dieser Laute ihre eigenen Jungen sicher von fremden Jungtieren unterscheiden können (ältere Jungtiere suchen selbst aktiv ihre Mütter auf).

Vom 10. Lebenstag an äußern die Jungtiere spontan einen zweiten Lauttyp, aus dem sich der Ortungslaut entwickelt (auch bei jüngeren Tieren läßt sich dieser Laut auslösen, wenn die Fledermaus schnell bewegt wird). Er besteht aus 5–6 abwärts frequenzmodulierten Harmonischen, von denen die 3. oder 4. Harmonische die Hauptenergie trägt. Bei jüngeren Tieren sind die niedrigen Harmonischen relativ stärker betont. Während der 1. Lebenswoche beträgt die Lautdauer 5–12 ms; bis zur 4. Woche verkürzen sich die Laute auf ca. 1 ms und erreichen damit die Adultwerte.

Literatur

Bradbury, J. W. (1977): Social organization and communication. In: Biology of Bats. Vol. III. Ed. by W. A. Wimsatt. New York, San Francisco, London: Academic Press. Pp. 1–72.

Brown, P. E. (1976): Vocal communication in the pallid bat, *Antrozous pallidus.* Z. Tierpsychol. **41**, 34–54.

Brown, P. E.; Brown, T. W.; Grinnell, A. D. (1983): Echolocation, development, and vocal communication in the lesser bulldog bat, *Noctilio albiventris.* Behav. Ecol. Sociobiol. **13**, 287–298.

Brown, P. E.; Grinnell, A. D. (1980): Echolocation ontogeny in bats. In: Animal Sonar Systems. Ed. by R. G. Busnel and J. F. Fish. New York: Plenum Press. Pp. 355–377.

Buchler, E. R. (1980): The development of flight, foraging, and echolocation in the little brown bat *(Myotis lucifugus).* Behav. Ecol. Sociobiol. **6**, 211–218.

Eisentraut, M. (1936): Zur Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse. Z. Morphol. Ökol. d. Tiere **31**, 27–63.

Gould, E. (1971): Studies of maternal-infant communication and development of vocalizations in the bats *Myotis* and *Eptesicus.* Communications in Behav. Biol. **5**, 263–313.

— (1974): Neonatal vocalizations in bats of eight genera. J. Mammalogy **56**, 15–29.

Gustin, M. K. (1984): Scent recognition between mother and young *Tadarida braziliensis mexicana.* Abstr. fifteenth annual North American symposium on bat research. Rockford, Illinois, USA.

Häussler, U.; Möller, E.; Schmidt, U. (1981): Zur Haltung und Jugendentwicklung von *Molossus molossus* (Chiroptera). Z. Säugetierkunde **46**, 337–351.

Kolb, A. (1981): Entwicklung und Funktion der Ultraschallaute bei den Jungen von *Myotis myotis* und Wiedererkennen von Mutter und Jungem. Z. Säugetierkunde **46**, 12–19.

Konstantinov, A. I. (1973): Development of echolocation in bats in postnatal ontogenesis. Period. biol. **75**, 13–19.

Kulzer, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogfledermaus *Tadarida (Mops) condylura* (A. Smith, 1833) (Molossidae). Säugetierkundl. Mitt. **10**, 116–124.

Matsumura, S. (1979): *Rhinolophus ferrumequinum nippon*: Development of vocalization. J. Mammalogy **60**, 76–84.

— (1981): Mother – infant communication in a horseshoe bat *(Rhinolophus ferrumequinum nippon):* Vocal communication in three-week-old infants. J. Mammalogy **62**, 20–28.

Möhres, F. P. (1953): Jugendentwicklung des Orientierungsverhaltens bei Fledermäusen. Naturwiss. 40, 298–299.
Porter, F. L. (1979): Social behavior in the leaf-nosed-bat *Carollia perspicillata*. II. Social communication. Z. Tierpsychol. 50, 1–8.
Rother, G.; Schmidt, U. (1982): Der Einfluß visueller Information auf die Echoortung bei *Phyllostomus discolor* (Chiroptera). Z. Säugetierkunde 47, 324–334.
Schmidt, C.; Schmidt, U.; Manske, U. (1980): Observations of the behavior of orphaned juveniles in the common vampire bat *(Desmodus rotundus)*. Proc. fifth international bat research conference. Lubbock: Texas Tech. Press. Pp. 105–111.
Schmidt, U.; Joermann, G.; Schmidt, C. (1982): Struktur und Variabilität der Verlassenheitslaute juveniler Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde 47, 143–149.
Schmidt, U.; Manske, U. (1973): Die Jugendentwicklung der Vampirfledermäuse *(Desmodus rotundus)*. Z. Säugetierkunde 38, 14–33.

Anschrift der Verfasser: Georg Rother und Prof. Dr. Uwe Schmidt, Zoologisches Institut, Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn

Mechanorezeptoren im Nasenaufsatz der Vampirfledermaus *Desmodus rotundus*

Von L. Kürten

Zoologisches Institut der Universtität Bonn

Eingang des Ms. 26. 11. 1984

Abstract

Mechanoreceptors in the nose-leaf of the vampire bat Desmodus rotundus

Studied was the anatomy and physiology of mechanoreceptors in the facial skin and the sinus hairs of the vampire bat *Desmodus rotundus*. The sinus hairs differ as well in anatomy as in their sensory outfit from those of other mammals. In the skin of the nose-leaf numerous mechanoreceptors can be found. Cutaneous and sinus hair receptors enable the bats to perceive even the slightest touch stimuli. The possible role of this touch sense, especially during the bat's search for prey, is discussed.

Einleitung

Die neotropische Familie der Blattnasen-Fledermäuse (Phyllostomatidae) besitzt auffällig gestaltete Nasenaufsätze, über deren Funktion sehr wenig bekannt ist. Nur bei der Vampirfledermaus *Desmodus rotundus* (Unterfamilie Desmodontinae) konnte dieser Region bislang eine sensorische Aufgabe zugeschrieben werden. Kürten und Schmidt (1982a, b) fanden, daß diese Fledermäuse sehr empfindlich auf Infrarotstrahlung reagieren und daß der Wärmesinn im Nasenaufsatz der Tiere lokalisiert ist. In elektrophysiologischen Versuchen wurden zahlreiche spezifische Warm- und Kaltrezeptoren nachgewiesen, die auf dem äußeren Rand und dem Mittelgrat des zentralen Nasenblattes konzentriert sind (Kürten et al. 1984).

Vampirfledermäuse ernähren sich ausschließlich vom Blut homoiothermer Wirbeltiere, so daß die Perzeption von Wärmestrahlung eine wichtige Hilfe bei der Annäherung an ein Beutetier und bei der Auswahl einer geeigneten Bißstelle darstellt. Darüber hinaus besitzt auch der Tastsinn im Gesichtsbereich eine wichtige Bedeutung für die Vampire, vor allem die Sinushaare auf den seitlichen Polstern und auf den Lippen. Schmidt (1978) vermutete,

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5001-0026 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 26–35

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

daß die Tasthaare dazu dienen, Bewegungen des Beutetieres zu registrieren, während die Fledermaus an einer Wunde Blut leckt.

Über Rezeptoren, die für mechanische Reize empfindlich sind, liegt eine umfangreiche Literatur vor (siehe Diskussion). Die hier vorgestellten anatomischen und elektro-physiologischen Untersuchungen sollten klären, welche Mechanorezeptoren in der Haut und den Sinushaaren des Nasenaufsatzes von *Desmodus* auftreten und zur Beantwortung der Frage beitragen, welche sensorische Funktion diese auffällige Region besitzt.

Material und Methode

Anatomische Untersuchungen

Nasenaufsätze von Vampirfledermäusen wurden in Bouin'scher Lösung fixiert und sagittal auf einem Gefriermikrotom geschnitten (20 µm). Aus Serienschnitten konnte der Verlauf des Nervus infraorbitalis und die Innervation der Sinushaare rekonstruiert werden. Kleine Präparate aus einem Nasenaufsatz (1 mm Katenlänge) wurden in 2,5 %igem Glutaraldehyd (in 0,1 % Cacodylat-Puffer) fixiert, in 1 %igem Osmiumtetroxid kontrastiert und in Epon^R eingebettet. Auf einem Reichert-Mikrotom OmU3 stellte ich semidünne Schnitte her und untersuchte sie nach Anfärbung mit Azur II Methylenblau in einem Leitz-Dialux-Mikroskop. Ultradünne Schnitte wurden mit Bleicitrat nachkontrastiert und in einem Siemens-Elmiskop begutachtet.

Physiologische Untersuchungen

Die Anästhetisierung der Vampirfledermäuse erfolgte durch intraperitoneale Injektion von Hexobarbiton-Natrium (Evipan^R; 0,065 mg/g Körpergewicht). Im Abstand von ein bis zwei Stunden folgten weitere Dosen, mit denen die Tiere bis zu 15 Stunden in einer gleichbleibenden Narkose gehalten werden konnten. Nach Anlegen einer Trachealkanüle fixierte ich den Kopf in einer Einspannvorrichtung. Der Nervus infraorbitalis wurde rostral vom Foramen infraorbitale freigelegt und solange in feine Bündel zerlegt, bis die Aktionspotentiale einer einzelnen funktionstüchtigen Faser auf einer Platin-Elektrode abgeleitet werden konnten. Bei allen Präparationen war die Wunde mit Parafinöl bedeckt; ein ringförmiger Rand aus Xantopren^R verhinderte das Auslaufen der Flüssigkeit. Die Charakteristik der Rezeptoren wurde mit von Frey-Haaren unterschiedlicher Druckstärke getestet.

Ergebnisse

Morphologie

Der Nasenaufsatz von *Desmodus* gliedert sich in das zentrale Nasenblatt und drei Polster (2 laterale, 1 apikales), die durch grubenartige Vertiefungen voneinander getrennt sind (Abb. 1). Während im größten Teil des Nasenaufsatzes die Haut dicht mit Haaren und Drüsen besetzt ist, fehlen diese in den Nasengruben und in einer kleinen Zone um die Nasenlöcher. Auf den beiden seitlichen Polstern finden sich je 5 Sinushaare sowie je 10 auf jeder Seite der Oberlippe. Sie werden überwiegend von Fasern des Nervus infraorbitalis innerviert, nur die Sinushaare 1, 2 und 3 des seitlichen Polsters werden zusätzlich von Fasern des Nervus ophthalmicus versorgt (Abb. 2). Der Infraorbitalnerv verläßt den Schädel durch das Foramen orbitorotundum und zieht an der Innenseite der Augenhöhle nach rostral. Kurz vor Eintritt in das Jochbein teilt er sich in zwei Anteile auf, die getrennt den Knochen durchziehen und ihn am Foramen infraorbitale verlassen. Der ventrale Anteil zieht in den lateralen Teil der Oberlippe und gibt sukzessiv Fasern ab, die Sinushaare sowie die Haut und die Körperhaare dieser Region versorgen. Der dorsale Anteil, der aus fünf Bündeln besteht, teilt sich folgendermaßen auf: Das obere Bündel zieht zu vier Sinushaaren des seitlichen Polsters (1–4, Abb. 2). Die Bündel 2 und 3 teilen sich zunächst nicht weiter auf und ziehen dorsalwärts; Bündel 2 ist relativ schmal und innerviert das Sinushaar 5. Bündel drei ist dagegen sehr umfangreich und versorgt folgende Bereiche: den Boden der lateralen Grube, den Bereich des zentralen Nasenblattes oberhalb der Nasenlöcher, die

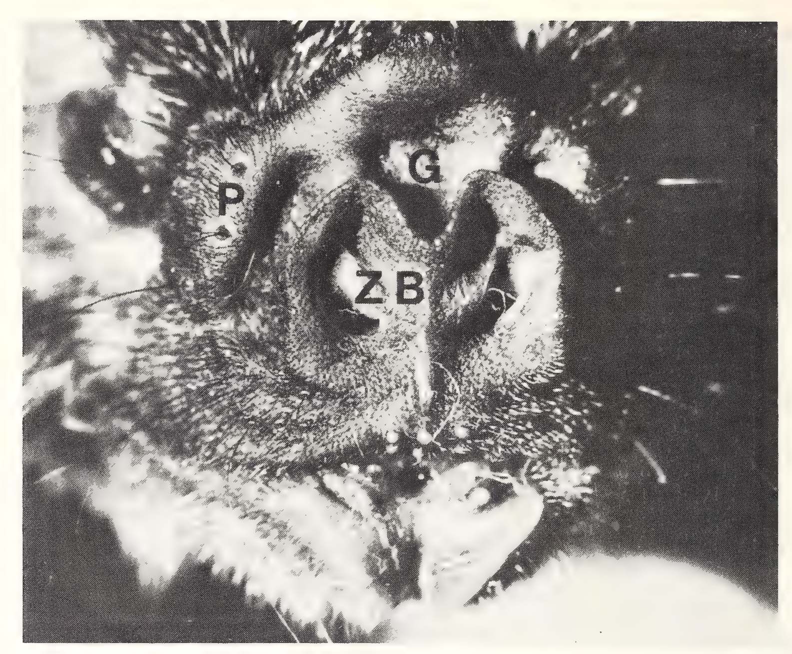


Abb. 1. Nasenaufsatz der Vampirfledermaus *Desmodus rotundus.* G = Grube; P = Polster; ZB = zentrales Nasenblatt



Abb. 2. Verlauf und Aufzweigung des Nervus infraorbitalis im Nasenaufsatz von *Desmodus.* 1–5 = Sinushaare des seitlichen Polsters

obere Grube und das obere Polster. Der Nerv zieht dabei direkt auf dem Knochen liegend nach dorsal, verläuft unter dem Boden der oberen Grube weiter und endet schließlich – nach einer Drehung um fast 180 Grad – im oberen Polster. Der vierte Anteil verläuft nach rostral und versorgt die Sinushaare im vordersten Teil der Lippe und im unteren Teil des Nasenblattes. Bündel 5 zieht in die rostro-lateralen Teile der Lippe.

In der Haut des Gesichtsbereiches finden sich zahlreiche freie Nervenendigungen, jedoch nur vereinzelt Rezeptoren, die aus Zellkomplexen bestehen. Die freien Nervenendigungen entspringen dicken subkutanen Nervenbündeln, die aus myelinisierten und unmyelinisierten Fasern bestehen. Der überwiegende Teil der myelinisierten Nerven zieht in die behaarten Hautregionen und innerviert hier die Haare und Drüsen sowie die Papillen des Coriums. Dabei ziehen Bündel aus etwa 5 bis 10 Fasern in Richtung Epidermis; in etwa 50 µm Tiefe verlieren sie ihre Myelinhülle und bilden verzweigte Nervenendigungen, die nur noch von einer Schwannzelle umhüllt sind (Abb. 3). Die Struktur der Verzweigungen gleicht den von Cauna (1976) beschriebenen papillären Endigungen soweit, daß ich diese

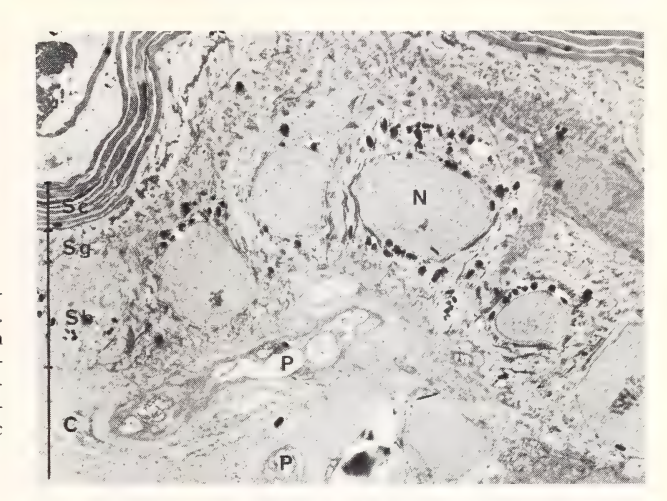


Abb. 3. Elektronenmikroskopische Aufnahme der Kutis. Behaarte Haut des seitlichen Polsters (2700 ×); C = Corium; N = Nucleus einer Basalzelle; P = Papilläre Endigung; Sb = Stratum basale; Sc = Stratum corneum; Sg = Stratum granulosum

Bezeichnung übernehme. Einige der Ausläufer erreichen die Epidermis; an diesen Stellen verschmelzen die Basallaminae von Epidermis und Nerv. Auffallend viele papilläre Endigungen finden sich im äußeren Rand des zentralen Nasenblattes (Abb. 4).

Diese schmale Geweberegion wird von umfangreichen Bündeln aus myelinisierten Fasern versorgt, die sich dicht unter der Epidermis aufzweigen; die Konzentration an Nervenendigungen ist hier höher als in jeder anderen Region des Nasenaufsatzes. Im

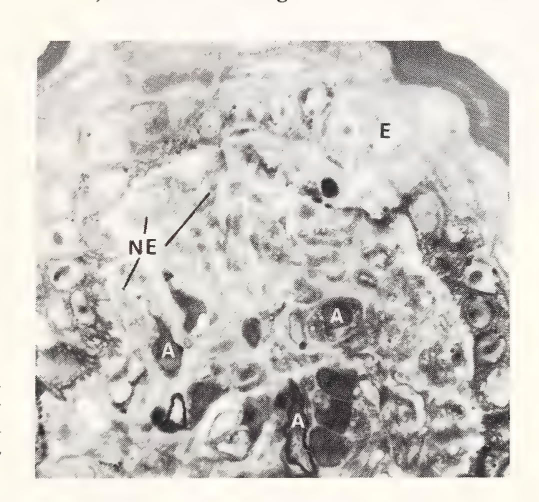


Abb. 4. Querschnitt durch den äußeren Rand des zentralen Nasenblattes (1000 ×). A = Axon; E = Epidermis; NE = Nervenendigungen

Corium der behaarten und der unbehaarten Hautregionen liegt ein Netzwerk aus unmyelinisierten Fasern. Es wird aus Nervensträngen gebildet, die von den umfangreichen subkutanen Bündeln abzweigen und in Richtung Epidermis ziehen. Diese Fasern verlaufen oft in engem Kontakt zu Blutgefäßen. Sie sind in eine Schwannzelle eingehüllt und werden zusätzlich von einem Perineurium umgeben. In einer Tiefe von etwa 50 bis 60 µm spalten sich die Stränge auf und bilden ein miteinander verbundenes Geflecht, das Ausläufer bis dicht unter das Stratum basale schickt. Hier verdünnen sich die Schwannzellen bis auf einen schmalen Saum. Das Faserende ist leicht verdickt und mit Mitochondrien, Neurofibrillen und Vesikeln angefüllt. Dieses unmyelinisierte Nervennetz kann in Anlehnung an Cauna (1976) als penizilläre Endigungen bezeichnet werden.

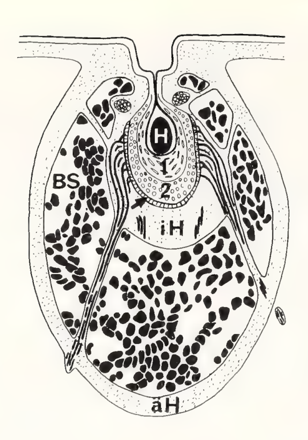


Abb. 5. Anatomie eines Sinushaares von *Desmodus* (schematisiert). äH = äußere Haarbalglamelle; BS = Blutsinus; H = Haarschaft; iH = innere Haarbalglamelle; 1 = innere Wurzelscheide; 2 = äußere Wurzelscheide; Pfeil = Zylinderzellschicht

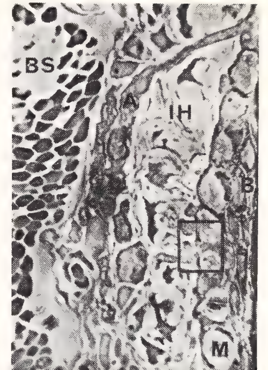
Die Sinushaare besitzen einen ovalen Haarbalg, der etwa 1,0 × 0,6 mm mißt (Abb. 5). Die Schichtung der Kutis setzt sich in den Sinushaaren fort, wobei die Epidermis die Wurzelscheide und das Corium die Haarbalglamelle bildet. Diese umschließt mit einem inneren und einem äußeren Anteil den Blutsinus; Bindegewebsstränge verbinden beide Lamellen miteinander. In den basalen Strängen ziehen auch die Nervenbündel in Richtung Wurzelscheide. Sie treten in die innere Haarbalglamelle ein, ziehen nach apikal und bilden ein das ganze Haar umfassendes Geflecht. Im oberen Drittel des Haares liegen zwei Talgdrüsen, deren Ausführgänge in den Haarkanal münden. Die ausschließlich myelinisierten Fasern, von denen die Sinushaare innerviert werden, enden sukzessive in der inneren Haarbalglamelle (ca. 20 %) oder der äußersten Schicht der Wurzelscheide (ca. 80 %); diese entspricht dem epidermalen Stratum basale und wird auch als Zylinderzellschicht bezeichnet. Sie besteht aus nebeneinander liegenden Merkel'schen Zellkomplexen, die zwischen die Basalzellen eingebettet sind (Abb. 6). Die Fasern verlieren ihre Myelinscheide kurz vor dem Eintritt in die Zylinderzellschicht und zweigen sich dann noch weiter auf. Sie enden T-förmig in zwei flachen Nervenendigungen (Tastmenisken), die in Querschnitten durch das Sinushaar als schmale gebogene Scheiben erscheinen; diese Endigungen sind dicht mit Mitochondrien angefüllt. Zwischen den Tastmenisken und der Haarbalglamelle liegen Tastzellen, die über Synapsen mit der Nervenendigung in Kontakt stehen. Die Tastzellen sind gekennzeichnet durch einen schmalen gelappten Kern und eine Vielzahl membranumhüllter Vesikel. Über Zellausläufer und zahlreiche Desmosomen sind sie in der Zylinderzellschicht verankert. Schmale Ausläufer der Basalzellen bilden zusammen mit einer Basallamina den Abschluß der Wurzelscheide. Die Vesikel der Tastzellen stehen offenbar in einem funktionellen Zusammenhang mit den Synapsen, die Tastzelle und -meniskus miteinander verbinden; sie treten in deren Nachbarschaft gehäuft auf und können zum Teil auch an die präsynaptische Membran angelagert gefunden werden. In der inneren Haarbalglamelle finden sich Nervenfasern, die verzweigte Endstücke myelinisierter Fasern darstellen. Ihre Form ähnelt den papillären Endigungen des Coriums.

Elektrophysiologie

Der Nasenaufsatz von *Desmodus* ist dicht besetzt mit Rezeptoren, die auf mechanische Reize antworten. Sie befinden sich zum Teil in der Haut oder sind mit Haaren bzw. Sinushaaren assoziiert (Abb. 7). Die Rezeptoren reagieren in unterschiedlicher Weise auf einen mechanischen Reiz und können in langsam adaptierende und in schnell adaptierende Mechanorezeptoren unterteilt werden. Bei den langsam adaptierenden Rezeptoren, die ich im Nasenaufsatz von *Desmodus* fand, waren zwei Typen unterscheidbar. Der Typ I besitzt keine Spontanaktivität und eine unregelmäßige Entladung und ist nicht temperaturemp-

findlich. Der Typ II ist dagegen sowohl spontan aktiv als auch temperaturempfindlich und weist eine regelmäßige Entladung auf.

Rezeptoren des Typ I finden sich sowohl in der Haut als auch in den Sinushaaren des seitlichen Polsters und der Lippe. In der Haut registrierte ich 5 Rezeptoren; sie antworteten auf Druckreize, die senkrecht zur Oberfläche des rezeptiven Feldes einwirkten, mit einer phasisch-tonischen Erregung. Die Frequenz während beider Phasen ist dabei abhängig von der Stärke des Reizes (Abb. 8). Den gleichen Typ findet man auch in den Sinushaaren; während er in den Vibrissen auf der Lippe verhältnismäßig selten auftritt, kann man ihn in den 5 Sinushaaren des seitlichen Polsters in hoher Zahl antreffen (in Abb. 7 nicht dargestellt). Die Rezeptoren beantworten eine Auslenkung des Sinushaares aus der Ruhelage in eine spezifische Richtung mit einer phasisch-tonischen Erregung.



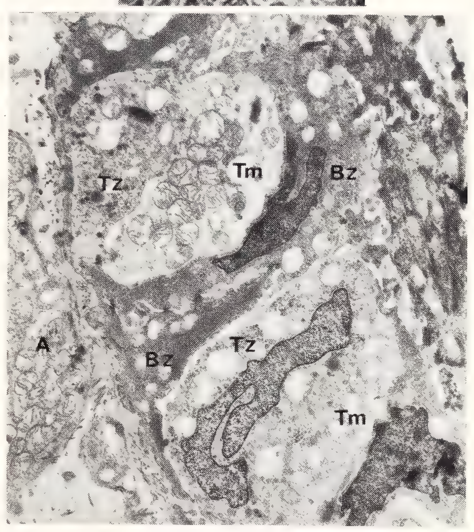


Abb. 6. Diagonalschnitt durch ein Sinushaar. *Oben:* Innere Haarbalglamelle und Wurzelscheide (720 ×). *Unten:* Vergrößerter Ausschnitt (siehe Rahmen); (5750 ×). A = Axon; B = Basalzellschicht; BS = Blutsinus; Bz = Basalzelle; IH = Innere Haarbalglamelle; M = Merkel'scher Zellkomplex; Tm = Tastmeniskus; Tz = Tastzelle

Rezeptoren des Typ II fand ich in der Haut des Nasenaufsatzes (n = 6) und in den Sinushaaren des seitlichen Polsters (n = 8); besonders häufig sind sie jedoch in den Vibrissen der Oberlippe. Sie besitzen eine Spontanaktivität, deren Frequenz zwischen 2 und 20 Impulsen pro Sekunde liegen kann. Auf einen Druckreiz antworten sie mit einer phasisch-tonischen Entladung, deren Frequenz – bei gleicher Druckstärke – höher liegt als beim Typ I. Nach Ende des Reizes kommt es zu einer vorübergehenden Hemmung der Aktivität; erst nach einigen Sekunden setzt die spontane Entladung wieder ein (Abb. 8). Auch die Rezeptoren des Typ II besitzen eine Richtcharakteristik; sie beantworten eine Auslenkung des Sinushaares innerhalb eines Winkels von 100 Grad.

Schnell adaptierende Mechanorezeptoren fand ich besonders häufig in Verbindung mit Körperhaaren, daneben auch vereinzelt in der Haut und in Sinushaaren (Abb. 7). Sie reagierten auf eine Bewegung des Haares bzw. auf Druck auf die Hautoberfläche. Dabei beantwortet der Rezeptor nur die Anstiegs- und die Abfallflanke eines Druckreizes, nicht jedoch einen Dauerreiz. Meistens treten nur wenige Aktionspotentiale auf, die aber eine hohe Frequenz besitzen. Alle schnell adaptierenden Mechanorezeptoren sind außerordentlich empfindlich; schon geringste Bewegungen des Haares führen zu einer Impulssalve. Die Rezeptoren in der Haut können mit einem menschlichen Haar gereizt werden, das mit der Spitze auf das rezeptive Feld aufgesetzt wird Druck $< 0{,}02$ p).

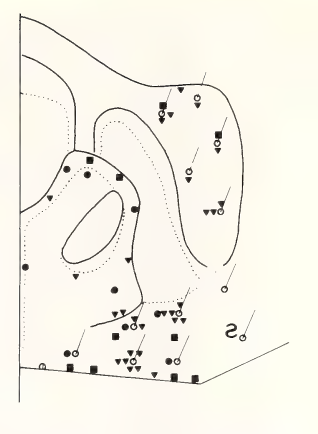


Abb. 7. Schematisierter Nasenaufsatz von *Desmodus* (rechte Seite) mit rezeptiven Feldern der Mechanorezeptoren. Symbole im Umkreis der Sinushaare (S) geben Rezeptoren an, die mit diesen assoziiert sind. Kreise = Langsam adaptierende Rezeptoren des Typ I; Dreiecke = Langsam adaptierende Rezeptoren des Typ II; Quadrate = Schnell adaptierende Rezeptoren

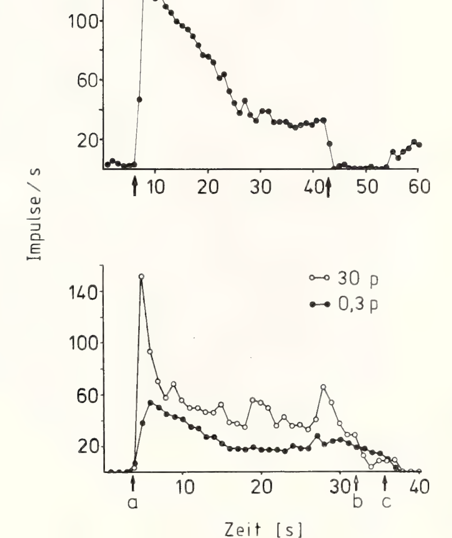


Abb. 8. Oben: Langsam adaptierender Mechanorezeptor des Typ II. Die Pfeile markieren Reizbeginn und -ende; Druck: 0,3 p. *Unten:* Langsam adaptierender Mechanorezeptor des Typ I; Antwort auf zwei Druckreize unterschiedlicher Stärke. Pfeil a = Reizbeginn 0,3 und 30 p; Pfeil b = Reizende 30 p; Pfeil c = Reizende 0,3 p

Diskussion

Der Nasenaufsatz von *Desmodus rotundus* unterscheidet sich erheblich von dem anderer Blattnasen-Fledermäuse. Äußerlich wird dies an der fehlenden Lanze und den ausgeprägten Nasengruben deutlich. Im Vergleich auch zu nah verwandten Fledermausarten zeigt der Nervus infraorbitalis einige Unterschiede in Verlauf und Bündelung (Kürten 1984). Besonders das mittlere Bündel seines dorsalen Anteils fällt durch Faserreichtum und ein ausgedehntes Projektionsareal auf.

Die Anatomie der Sinushaare entspricht den bisher bei Fledermäusen beschriebenen Verhältnissen (Goldschmid-Lange 1976) und unterscheidet sich deutlich von der anderer Säugetierordnungen. Im Vergleich etwa zu Nagern und Katzen wirkt ihr Aufbau vereinfacht und ähnelt mehr den Tasthaaren der Primaten. Es fehlen insbesondere die obere und untere Haarscheidenanschwellung, der Ringwulst, der spongiöse Sinus sowie die Glashaut (Schneider 1963; Goldschmid-Lange 1976). Meine anatomischen Ergebnisse zeigen,

daß auch ihre Ausstattung mit Rezeptoren sich von anderen Säugetieren unterscheidet (siehe ANDRES 1966; PATRIZI und MUNGER 1966); es fehlen zum Beispiel die sogenannten lanzettförmigen Endigungen. Dagegen treten in den Sinushaaren freie Nervenendigungen auf, wie MUNGER und HALATA (1983) sie bei Primaten beschrieben haben.

In elektrophysiologischen Versuchen an Ratten (ZUCKER und WELKER 1969) und Katzen (GOTTSCHALDT et al. 1973) konnten in den Sinushaaren mindestens vier Typen von Mechanorezeptoren beschrieben werden. Zwei von ihnen langsam adaptierend und entsprechend den von IGGO und MUIR (1969) sowie CHAMBERS et al. (1972) in der Haut gefundenen Rezeptoren. Darüber hinaus treten zwei Typen mit schneller Adaptation auf.

Die beiden langsam adaptierenden Rezeptoren, die ich in den Sinushaaren und in der Haut von *Desmodus* finden konnte, entsprechen weitgehend den als Typ I und Typ II bezeichneten Rezeptoren bei Katzen (GOTTSCHALDT et al. 1973). Allerdings ist bei *Desmodus* der Anteil der langsam adaptierenden Rezeptoren an der Gesamtzahl höher (90 % gegenüber 66 %). Die Rezeptoren des Typ II besitzen überdies eine Richtcharakteristik, während dies für Katzen nicht beschrieben ist. Zweifellos spielt die Einbettung der Rezeptoren in die Gewebsschichten der Sinushaare eine wichtige Rolle hinsichtlich der Erregung durch bestimmt Bewegungen des Haarschaftes (IGGO und GOTTSCHALDT 1974; IGGO 1976). Auf Grund der anatomischen Unterschiede zwischen den Sinushaaren bei *Desmodus* und denen anderer Säugetiere können daher die Unterschiede im Antwortverhalten nicht verwundern.

GOTTSCHALDT et al. (1973) wiesen darauf hin, daß die Mechanorezeptoren des Typ I auf Grund ihrer kurzen proportionalen Antwortphase dazu prädestiniert seien, schnelle und wechselnde Bewegungen des Sinushaares wahrzunehmen. Die langsame Adaptation und hohe Empfindlichkeit des Typ II sei dagegen eher für die Feststellung der Auslenkungsamplitude geeignet. Bei *Desmodus* überwiegt der Typ I in den Sinushaaren der seitlichen Polster, der Typ II tritt dagegen besonders häufig in den Sinushaaren der Oberlippe auf. Es ist möglich, daß die jeweiligen Gruppen von Sinushaaren unterschiedliche Funktionen erfüllen.

Vampirfledermäuse leben in großen Kolonien und in dunklen Quartieren. Der Tastsinn im Gesicht hat deshalb sicherlich eine wichtige Aufgabe bei sozialen Kontakten. Darüber hinaus besitzt er eine Funktion während des Nahrungserwerbs. Wenn eine Vampirfledermaus an einem Beutetier Blut leckt, bringt sie Teile des Gesichtes und die Sinushaare in engen Kontakt mit der Hautoberfläche der Beute (CRESPO et al. 1974; SCHMIDT 1978). Schon geringste Bewegungen dieses Tieres veranlassen die Fledermaus, sich mit einem Sprung aus der Gefahrenzone zu bringen. Der empfindliche Tastsinn ermöglicht so den Vampiren, einem Beutetier eine Wunde beizubringen, ohne Gefahr zu laufen, von diesem durch Abwehrbewegungen verletzt zu werden. Er stellt damit eine wichtige Voraussetzung für die sanguivore Lebensweise der Vampirfledermäuse dar.

Bei Nagern und Katzen dienen die Vibrissen als Tasthaare, mit denen die Tiere ihre direkte Umgebung auch im Dunkeln erkunden können (SCHMIDBERGER 1932). Ratten der Gattung *Sigmodon*, die in teilweise überschwemmten Gebieten leben, regulieren mit Hilfe der Sinushaare beim Schwimmen die Lage des Kopfes im Verhältnis zur Wasseroberfläche (AHL 1982). In Analogie dazu könnten die Sinushaare der Fledermäuse auch an der Wahrnehmung von Luftströmungen beteiligt sein. Schon MÖHRES (1953) diskutiert dies als eine mögliche Funktion des Nasenaufsatzes von *Rhinolophus ferrumequinum* (Rhinolophidae) und SCHNEIDER (1963) vermutet daran anknüpfend, daß die Sinushaare im Zusammenwirken mit Gruben im Nasenaufsatz diese Leistung vollbringen könnten. SYCH (1960) fand, daß *Myotis myotis* (Vespertilionidae) auf Luftströmungen reagieren kann; diese Art besitzt keinen Nasenaufsatz. Es erscheint daher durchaus möglich, daß die Vampirfledermäuse ihre Sinushaare auch dazu benutzen, die Strömungsrichtung der Luft während des Fluges wahrzunehmen; sie könnten diese Fähigkeit nutzen, um die Lage des Kopfes beim Fliegen zu regulieren. Dies deckt sich mit der Beobachtung, daß die

Kopfhaltung bei *Desmodus* und anderen Phyllostomatiden (*Carollia perspicillata:* eigene Beobachtungen; *Phyllostomus discolor:* G. Rother, mündl. Mittlg.) im Flug auffallend konstant ist.

Die Eigenschaften der freien Nervenendigungen in der Haut sind noch weitgehend ungeklärt (Iggo und Andres 1982). Cauna (1976) schreibt den penizillären und papillären Endigungen mechanosensible Funktion zu. Auch Nociceptoren (Perl 1984) und Thermorezeptoren (Hensel et al. 1974) sind als freie Nervenendigungen beschrieben worden. Bei *Desmodus* sind die papillären Endigungen besonders stark in dem äußeren Rand und dem Mittelgrat des zentralen Nasenblattes konzentriert. Elektrophysiologische Untersuchungen haben gezeigt, daß sich in dieser Region die rezeptiven Felder zahlreicher Warm- und Kaltrezeptoren befinden (Kürten et al. 1984). Die hohe Dichte der Nervenstrukturen verhindert die eindeutige Zuordnung der rezeptiven Felder zu einzelnen Nervenendigungen. Offensichtlich besteht die Innervation der Haut aus einem Mosaik übereinander und nebeneinander liegender Rezeptoren mit unterschiedlicher Charakteristik, die sich möglicherweise nur in ultrastrukturellen Details unterscheiden (siehe auch Munger und Halata 1983).

Die zahlreichen Mechanorezeptoren in den Körperhaaren, den Sinushaaren und in der Haut machen die gesamte Nasenregion von *Desmodus* zu einem empfindlichen Tastorgan. Diese Funktion wird ergänzt durch die Thermorezeptoren, die im zentralen Nasenblatt konzentriert sind; sie versetzen die Vampirfledermäuse in die Lage, Infrarotstrahlung oberhalb einer Strahlungsdichte von 5×10^{-5} W cm^{-2} wahrzunehmen (Kürten und Schmidt 1982a). Damit konnte erstmals bei einer Blattnasen-Fledermaus dem Nasenaufsatz eine Funktion zugeschrieben werden. Seine sensorische Ausstattung spielt offensichtlich bei der Orientierung der Tiere eine wichtige Rolle. Eine ähnliche Bedeutung kann auch für andere Phyllostomatiden angenommen werden, die zum Teil weit auffälligere Strukturen in der Nasenregion besitzen.

Danksagungen

Herrn Professor Dr. Uwe Schmidt danke ich für finanzielle Unterstützung, für seine Anregungen und die kritische Durchsicht des Manuskriptes. Herr Professor Dr. Herbert Hensel erlaubte mir freundlicherweise, Versuche im Physiologischen Institut der Universität Marburg durchzuführen. Für die Anleitung bei den verschiedenen Methoden danke ich Herrn Dr. K. Schäfer, Universität Hohenheim, sowie Herrn Professor Dr. V. Bruns und Herrn W. Hofer, Universität Frankfurt. Die Arbeit wurde durch Mittel der Konrad-Adenauer-Stiftung unterstützt.

Zusammenfassung

Bei der Vampirfledermaus *Desmodus rotundus* wurden die Mechanorezeptoren in der Haut und den Sinushaaren der Gesichtsregion anatomisch untersucht und ihre physiologischen Eigenschaften durch Ableitungen vom Nervus infraorbitalis beschrieben. Die Sinushaare unterscheiden sich im Bau und in der sensorischen Ausstattung von denen anderer Säugetiere. In der Haut des Nasenaufsatzes finden sich zahlreiche Mechanorezeptoren. Sie machen ihn zusammen mit den Sinushaaren zu einem empfindlichen Tastorgan. Seine Funktion bei der Orientierung und der Nahrungssuche der Vampirfledermäuse wird diskutiert.

Literatur

Ahl, A. S. (1982): Evidence for use of vibrissae in swimming in *Sigmodon fulviventer.* Anim. Behav. **30**, 1203–1206.

Andres, K. H. (1966): Über die Feinstruktur der Rezeptoren an Sinushaaren. Z. Zellforschung **75**, 339–365.

Cauna, N. (1976): Morphological basis of sensation in hairy skin. In: Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Ed. by A. Iggo and O. B. Ilyinsky. Amsterdam, Oxford, New York: Elsevier. Pp. 34–45.

Chambers, M. R.; Andres, K. H.; Düring, M. von; Iggo, A. (1972): The structure and function of the slowly adapting type II mechanoreceptors in hairy skin. Quart. J. Exp. Physiol. **57**, 417–445.

Crespo, R. F.; Fernandez, S. S.; Burns, R. F.; Mitchell, G. C. (1974): Observaciones sobre el comportamiento del vampiro comun *(Desmodus rotundus)* al alimentarse en condicionas naturales. Tecn. Pecuaria Mexico **27**, 39–45.

GOLDSCHMID-LANGE, U. (1976): Über die morphologischen Unterschiede im Bau der facialen Vibrissen einiger Säugetierarten. Zool. Anz. **196,** 417–427.
GOTTSCHALDT, K.-M.; IGGO, A.; YOUNG, D. W. (1973): Functional characteristics of mechanoreceptors in sinus hair follicles of the cat. J. Physiol. (London) **235,** 287–315.
HENSEL, H.; ANDRES, K. H.; DÜRING, M. VON (1974): Structure and function of cold receptors. Pflüg. Arch. **352,** 1–10.
IGGO, A. (1976): Is the physiology of cutaneous receptors determined by morphology? In: Somatosensory and visceral receptor mechanisms. Ed. by. A. IGGO and O. B. ILYINSKY. Amsterdam, Oxford, New York: Elsevier. Pp. 15–31.
IGGO, A.; ANDRES, K. H. (1982): Morphology of cutaneous receptors. Ann. Rev. Neurosci. **5,** 1–32.
IGGO, A.; GOTTSCHALDT, K.-M. (1974): Cutaneous mechanoreceptors in simple and complex structures. In: Symposium Mechanoreception. Ed. by. J. SCHWARTZKOPFF. Opladen: Westdeutscher Verlag. Pp. 153–174.
IGGO, A.; MUIR, A. R. (1969): The structure and function of a slowly-adapting touch corpuscle in hairy skin. J. Physiol. (London) **200,** 763–796.
KÜRTEN, L. (1984): Vergleichende Untersuchungen zur Anatomie und Physiologie des Tast- und Wärmesinnes im Nasenaufsatz der Vampirfledermaus *Desmodus rotundus.* Diss. Bonn.
KÜRTEN, L.; SCHMIDT, U. (1982a): Thermoperception in the common vampire bat *(Desmodus rotundus).* J. Comp. Physiol. **146,** 223–228.
KÜRTEN, L.; SCHMIDT, U. (1982b): Die Nasengruben der Vampirfledermaus *Desmodus rotundus*: Sinnesorgane zur Wahrnehmung von Wärmestrahlung. Z. Säugetierkunde **47,** 193–197.
KÜRTEN, L.; SCHMIDT, U.; SCHÄFER, K. (1984): Warm and cold receptors in the nose of the vampire bat *Desmodus rotundus.* Naturwissenschaften **71,** 327–328.
MÖHRES, F. P. (1953): Über die Ultraschallorientierung der Hufeisennasen (Chiroptera – Rhinolophinae). Z. vergl. Physiol. **34,** 547–588.
MUNGER, B. L.; HALATA, Z. (1983): The sensory innervation of primate facial skin, I. Hairy skin. Brain Res. Rev. **5,** 45–80.
PATRIZI, G.; MUNGER, B. L. (1966): The ultrastructure and innervation of rat vibrissae. J. Comp. Neurol. **126,** 423–425.
PERL, E. R. (1984): Characterization of nociceptors and their activation of neurons in the superficial dorsal horn. In: Neural mechanisms of pain, Advances in pain research and therapy. Ed. by L. KRUGER and J. C. LIEBESKIND. New York: Raven Press. Vol. **6,** 23–52.
SCHMIDBERGER, G. (1932): Über die Bedeutung der Schnurrhaare bei Katzen. Z. vergl. Physiol. **17,** 387–407.
SCHMIDT, U. (1978): Vampirfledermäuse. Wittenberg-Lutherstadt: Ziemsen.
SCHNEIDER, H. (1963): Die Sinushaare der Großen Hufeisennase *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber, 1774). Z. Säugetierkunde **28,** 342–349.
SYCH, L. (1960): Sensitivity of the large mouse-eared bat *Myotis myotis* (Borkhausen) to air currents in laboratory conditions. Folia Biol. **8,** 135–147.
ZUCKER, E.; WELKER, W. (1969): Coding of somatic sensory input by vibrissae neurons in the rat's trigeminal ganglion. Brain Res. **12,** 138–156.

Anschrift des Verfassers: Dr. LUDWIG KÜRTEN, Zoologisches Institut der Universität Bonn, Poppelsdorfer Schloß, D-5300 Bonn 1

Food digestibility and water requirements in the Djungarian hamster *Phodopus sungorus*

By B. SCHIERWATER and H. KLINGEL

Receipt of Ms. 27. 9. 1984

Abstract

Studying the digestibility of a defined food mixture and the effects of negative water balance, very high digestion coefficients and a remarkable resistance against reduced water intake were found in the Djungarian hamster. Coefficients of digestibility were determined as 90.6 % for dry matter, 91.2 % for carbon, 80.2 % for crude protein and 91.9 % for energy. Assimilation level was estimated as 88.4 % of

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5001-0035 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 35–39

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

the ingested energy. Differences between reproductive and nonreproductive females were not significant. Reduced water intake resulted in weight loss of up to 50 %, whereby water content rose significantly, i.e. fat content dropped. The water requirements were low.

Introduction

The Djungarian hamster, *Phodopus s. sungorus* (Pallas, 1770), is adapted to living in cold steppes of Western Siberia. Because of high reproduction rates and cheap maintainence it has become a popular laboratory animal. *Phodopus sungorus* can be fed exclusively with food-pellets and apples and does not require additionally water (FIGALA et al. 1973). No data on food digestion and water requirements exist in the literature. Relevant data are useful for studying energy metabolism using the "food ration" method in the laboratory or for estimating energy and material flow through *Phodopus* populations in their natural environment.

Material and methods

The hamsters were kept under laboratory conditions with the light rhythm 16L:8D at a temperature of 20 ± 1 °C and at 80 ± 10 % rel. humidity.

Digestibility of food: 8 ♀♀ of age between 3 and 8 months were kept in metabolic cages as long as body weight was maintained constant. They were given daily 10g of a commercial hamster-food (nicki-Heimtierprodukte GmbH Bielefeld, Art. Nr. 8602) containing sunflower-seeds (about 16 %), maize (about 15 %), pellets (about 12 %), peanuts (about 1 %), barley-, oat- and wheat-seeds (about 54 %). Food pellets and shells of sunflower-seeds were not ingested by the hamsters and the food was accordingly analysed without the rejected components. The uneaten food and faeces were collected once a day. Water contents were determined by oven-drying to weight constance. For determining caloric values of food and faeces samples were burnt in a calorimeter bomb (IKA-Kalorimeter C-400 adiabatisch). Carbon content was determined with a Wösthoff-Gasanalysator (H. Wösthof oHG, Bochum). N-content was measured with the micro-Kjeldahl method (s. LIEB 1931). Nitrogen values were converted to crude protein by multiplying with 6.25 (KLEIBER 1967). Digestibility for a substance (S) is defined as $([S_{ing} - S_{ex}]/S_{ing})$, where ing means ingested with the food and ex means excreted with faeces.

Reduced water intake: 5 females and 2 males were given exclusively nicki-hamsterfood (water content 10.6 %) ad libitum, meal-worms (*Tenebrio molitor* larvae), vitamins and minerals ("Osspulvit", Dr. Madaus & Co., Köln) once a week. Body weight was measured every three days. After 92 days animals were fed additionally with apples ad libitum (convalescence-phase). In vivo body water was determined by HTO (tritium labeled water) dilution (HOLLEMANN and DIETERICH 1973, 1975). Individuals were injected 10 µCi HTO in 150 µl sterile saline (140 mM) intraperitoneally. Blood samples were taken after an equilibration time of 2.5 h from the ophthalmic venous plexus (RILEY 1960). Total body fat was estimated from the equation body % fat = 100 − (% body water/0.732) (KODAMA 1971). Water flux rates were calculated using the equations given by NAGY and COSTA (1980).

Table 1

Dry matter and energy ingested with the food and excreted with faeces (n = 8 ♀♀, mean ± SD body weight 34.8 ± 3.9 g); carbon and crude protein content in % of dry matter

	dry matter g/d ind	energy kJ/d ind	carbon %	protein %
food	2.45 ± 0.20	55.14 ± 4.58	51.74 ± 0.18	14.2 ± 0.4
faeces	0.23 ± 0.03	4.45 ± 0.58	45.10 ± 0.33	30.6 ± 0.8
DC %	90.6	91.9	91.2	80.2

DC = digestion coefficient; values are given as means ± SE

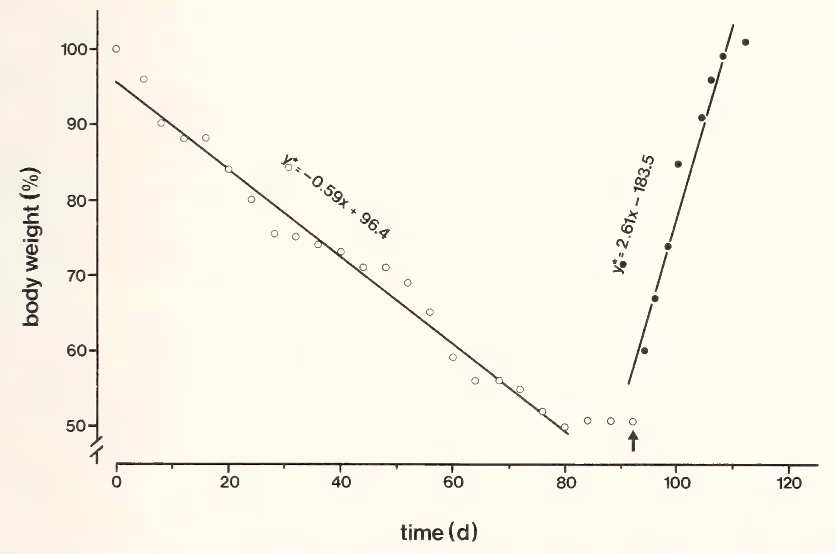
Results

Digestion coefficients: Caloric values were 22540 ± 92 J/g dry weight (mean ± one standard error, SE) for the food and 19351 ± 131 J/g dry weight for faeces.

Additionally, energy-, carbon- and protein content in faeces of pregnant or lactating females were measured. Reproductive females and controls were given additionally 1g of apple per day. Differences between the three groups were not significant (Kruskal-Wallis-test).

The amount of eliminated urine was 1.4 ± 0.3 ml/d ind (mean ± SE). Accepting a caloric value of 1.39 kJ/ml (determined by DROZDZ [1968] for the yellow-necked field mouse *Apodemus flavicollis* fed with mixed seed-food), energy loss in urine is estimated as 1.94 kJ/d ind. Consequently the assimilation level (relation of ingested minus via faeces and urine excreted energy to ingested energy) can be estimated as 88.4 %.

Reduced water intake: Within 78 days the seven experimental animals lost 50 % of their body weight. Mean daily weight loss was 0.59 % of the initial body weight (34.7 ± 5.1g, mean ± standard deviation, SD). During the convalescence phase all animals regained their initial body weight within 20 days. Average daily body weight gain was 2.6 % of the initial body weight (s. linear regressions in the figure).



Body weight development of 7 hamsters under the condition of reduced water intake and during convalescence in per cent of the initial body weight (34.7 ± 5.1g, mean ± SD); the arrow marks the begin of the convalescence phase; Y* = linear regressions

In vivo body water was determined at the beginning of the experiment (day 0), after 78 days, and on the 18th day of convalescence (day 110 in Fig. 1). No differences were found between the values at the beginning (54.2 ± 6.9 % body water, i.e. 26.0 ± 5.6 % body fat, means ± SD) and the end of the experiment (53.3 ± 7.7 % body water, i.e. 27.2 ± 8.5 % body fat) (Wilcoxon matched pairs sign rank test, two-sided). On day 78 the water content was significantly increased (65.5 ± 3.1 %), i.e. the fat content was significantly lowered (10.5 ± 4.0 %) ($p < 0.05$, same test).

During 6 days of convalescence phase when body weight rose from 25.4 ± 2.8 to 31.5 ± 3.9 g total water influx was 5.9 ± 1.1 ml d^{-1} ind^{-1}, while water efflux rate was

5.3 ± 1.0 ml d^{-1} ind^{-1} (means ± SD). Water flux rates in 9 normal fed hamsters (apple and carrots ad lib.) maintaining constant body weight (30.3 ± 3.1 g) over 7 days were 3.7 ± 0.6 ml d^{-1} ind^{-1}.

Discussion

In order to assess the energy and material flow through a rodent population it is necessary to investigate which part of the ingested food is utilized by the animals and which part joins the turnover in form of excretions (Drozdz 1968). The coefficients of digestibility for dry matter (90.6 %), carbon (91.2 %) and protein (80.2 %) found are higher than most values determined for other Muroidea. For *Microtus arvalis, Clethrionomys glareolus, Apodemus agrarius* and *Apodemus flavicollis* digestion coefficients for different diets ranged from 73.9 to 93.5 % for dry matter, from 74.5 to 94.0 % for carbon and from 63.2 to 87.5 % for crude protein (Drozdz 1968). Utilization of the energy in the food was also very high compared with the digestion and assimilation coefficients reported elsewhere (Kaczmarski 1966; Drozdz 1968; Migula 1969; Myrcha et al. 1969; Peterson and Baumgardt 1971; Drozdz et al. 1972; Smith and McManus 1975; Randolph et al. 1977; Heasley 1983; Gettinger 1984). The terms digestibility and assimilation are not always used in the same manner in the literature and often only one coefficient is given. In most cases assimilation level is about 2 to 4 % less than digestion level in small rodents. The energy digestibility of 91.9 % is very high compared to other studies, where values fluctuated between limits of 56 % and 94 %. A direct quantitative comparison of the different data however is not possible because of the different diets used. Digestibilities can depend decisively on water and fibre content in the food (Nehring et al. 1965; Drozdz 1968; Peterson and Baumgardt 1971). The result that no differences in faeces analysis were found between reproductive and non-reproductive females are interpreted to mean that the digestion coefficients are not influenced by the higher energy turnover during reproduction. This is in accordance with the results of Kaczmarski (1966), Migula (1969), Myrcha et al. (1969) and Randolph et al. (1977). Summarising the results these indicate that the digestion of mixed seed-food is in the Djungarian hamster not less efficient than in phylogenetically younger Microtinae and Muridae.

In this study the Djungarian hamster depended on taking preformed water with the food to maintain a leveled water balance. Despite the fact that body weight was reduced to 50 % and body fat was lowered to below that value for normal fed hamsters weighing less than 25 g (Schierwater, unpubl.), the hamsters remained remarkably tolerant to water deprivation. Body weight and body fat depot regained the normal level in less than three weeks. The fact that two experimental animals propagated successfully within three weeks after the experiment indicates that the three months water deprivation caused no substantial irreversible damage to the animals.

Presuming an average daily metabolic rate of 1700 kJ kg^{-1} d^{-1}, oxidation-water production can be estimated as 48.7 ml kg^{-1} d^{-1} (Schierwater, unpubl.). Accepting this value the intake of preformed water with the food was 4.5 ml d^{-1} ind^{-1} during convalescence phase and 2.2 ml d^{-1} ind^{-1} in normal fed animals. For maintaining constant body weight the water requirements were much lower. Feeding experiments, where the animals were fed with 0.9 ml preformed water d^{-1} ind^{-1} showed that this was enough for 9 animals to maintain constant body weight (33.8 ± 3.9 g, mean ± SD) over 30 days. This is interpreted as the maximum value to maintain a leveled water balance under the chosen laboratory conditions because ingestion is not necessarily equal to hoarding. Smith and McManus (1975) found for the house mice, *Mus musculus*, an about 10 fold higher water requirement. The results indicate an ecological advantage for the Djungarian hamster in dry habitats over the sympatric Microtinae and Muridae with much greater water requirements.

Acknowledgements

We are grateful to Prof. Dr. U. Schairer and Prof. Dr. W. Sebald of the Gesellschaft für Biotechnologische Forschung, Stöckheim, and to Dr. D. Gädeken of the Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft, Völkenrode, for supporting our work with laboratory equipment.

Zusammenfassung

Zur Futterverdaulichkeit und zum Wasserbedarf des Dshungarischen Zwerghamsters Phodopus sungorus

Untersucht wurden verschiedene Parameter der Verdaulichkeit eines definierten Mischfutters und der Einfluß reduzierter Wasserzufuhr beim Dshungarischen Zwerghamster. Die ermittelten Verdaulichkeitskoeffizienten von 90,6 % für Trockensubstanz, 91,2 % für Kohlenstoff, 80,2 % für Roh-Protein und 91,9 % für Energie, liegen im Vergleich zu anderen Vertretern der Mäuseartigen sehr hoch. Die Ergebnisse deuten an, daß der Dshungarische Zwerghamster die Nahrung zumindest ähnlich effizient ausnutzt wie stammesgeschichtlich modernere Vertreter der Mäuse und Wühlmäuse. Ein Einfluß des Fortpflanzungsgeschehens auf die Verdaulichkeitskoeffizienten wurde nicht festgestellt. Unter Bedingungen reduzierter Wasserzufuhr verringerten die Versuchstiere in drei Monaten ihr Körpergewicht um 50 % und ihren relativen Fettgehalt um mehr als 50 %. Innerhalb von drei Wochen Rekonvaleszenz wurden die ursprünglichen Verhältnisse bezüglich Körpergewicht und Fettgehalt wiederhergestellt.

Literature

Drozdz, A. (1968): Digestibility and assimilation of natural foods in small rodents. Acta theriol. **13,** 367–389.

Drozdz, A.; Gorecki, A.; Sawicka-Kapusta, K. (1972): Bioenergetics of growth in common voles. Acta theriol. **17,** 245–257.

Figala, J.; Hoffmann, K.; Golden, G. (1973): Zur Jahresperiodik beim Dshungarischen Zwerghamster, *Phodopus sungorus,* Pallas. Oecologia **12,** 89–118.

Gettinger, R. D. (1984): Energy and water metabolism of fre-ranging pocket gophers, *Thomomys bottae.* Ecology **65,** 740–751.

Heasley, J. E. (1983): Energy allocation in response to reduced food intake in pregnant and lactating laboratory mice. Acta teriol. **28,** 55–71.

Holleman, D. F.; Dieterich, R. A. (1973): Body water content and turnover in several species of rodents as evaluated by the tritiated water method. J. Mammalogy **54,** 456–465.

— — (1975): An evaluation of the tritiated water method for estimating body water in small rodents. Can. J. Zool. **53,** 1376–1378.

Kaczmarski, F. (1966): Bioenergetics of pregnancy and lactation in the bank vole. Acta theriol. **11,** 409–417.

Kleiber, M. (1967): Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. Hamburg u. Berlin: Paul Parey.

Kodama, A. M. (1971): In vivo and in vitro determinations of body fat and body water in the hamster. J. Appl. Physiol. **31,** 218–222.

Lieb, H. (1931): Die Bestimmung des Stickstoffes. In: Handbuch der Pflanzenanalyse. Hrsg. von G. Klein. Wien: Springer. Bd. **1,** 162–170.

Migula, P. (1969): Bioenergetics of pregnancy and lactation in European common vole. Acta theriol. **14,** 167–179.

Myrcha, A.; Ryszkowski, L.; Walkowa, W. (1969): Bioenergetics of pregnancy and lactation in white mouse. Acta theriol. **14,** 161–166.

Nagy, K. A.; Costa, D. P. (1980): Water flux in animals: Analysis of potential errors in the tritiated water method. Am. J. Physiol. **238,** R454–465.

Nehring, K.; Schiemann, R.; Hoffmann, L.; Klippel, W.; Jentsch, W. (1965): Utilization of the energy concentrates in relation to their nutrient composition. In: Energy Metabolism. Hrsg. von K. L. Blaxter. London, New York: Acad. Press.

Peterson, A. D.; Baumgardt, B. R. (1971): Food and energy intake of rats fed diets varying in energy concentration and density. J. Nutr. **101,** 1057–1068.

Randolph, P. A.; Randolph, J. C.; Mattingly, K.; Foster, M. M. (1977): Energy costs of reproduction in the cotton rat, *Sigmodon hispidus.* Ecology **58,** 31–45.

Riley, V. (1960): Adaptation of orbital bleeding technic to rapid serial blood studies. Proc. Soc. Biol. Med. **104,** 751–754.

Smith, W.; McManus, J. J. (1975): The effects of litter size on the bioenergetics and water requirements of lactating *Mus musculus.* Comp. Biochem. Physiol. **51,** 111–115.

Anschrift der Verfasser: Bernd Schierwater, Prof. Dr. Hans Klingel, Zoologisches Institut, Technische Universität, Pockelstr. 10a, D-3300 Braunschweig

Zur Populationsökologie der Wiesel *Mustela erminea* und *Mustela nivalis*

Von K. Eiberle und J.-F. Matter

Institut für Wald- und Holzforschung der Eidgenössischen Technischen Hochschule Zürich, Fachbereich Waldbau

Eingang des Ms. 6. 9. 1984

Abstract

On the population ecology of stoat and weasel

Studied was the influence of the weather on the combined annual bag of stoat and weasel in the canton of Grisons (Switzerland). The investigation covers the period from 1902 to 1979, including air temperature and total precipitation both with their average values for periods of one to twelve years. The analysis showed that weather-induced population fluctuations occur even with those game species one would have expected to be highly resistant to climatic extremes due to their distribution area. Within the context of the given general climatic situation mild rainy winters and large amounts of snow over many years have a negative influence on population development of stoat and weasel. The climatic conditions in summer, however, do not appear to have influenced significantly the combined bag of both species.

Einleitung

Insbesondere für den Feldhasen und die Rauhfußhühner besteht eine größere Anzahl von Untersuchungen, welche den Zusammenhang zwischen der Bestandesentwicklung der Tiere und dem Witterungsverlauf eindeutig belegen. Für den überwiegenden Teil der jagdbaren Wildarten jedoch sind über derartige Abhängigkeiten keine eingehenderen Studien vorhanden, obschon auch bei ihnen nicht durchweg ausgeschlossen werden darf, daß Wetterfaktoren ihre Fortpflanzungsleistungen oder die Sterblichkeit zeitweise erheblich beeinflussen.

Während der vergangenen fünf Jahrzehnte zeigten die Wiesel in manchen Kantonen der Schweiz deutliche Schwankungen im Streckenverlauf. Die vorübergehend auftretenden Streckenvermehrungen waren dabei stets von unregelmäßiger Natur, oft durch größere Zeitabstände voneinander getrennt und bisweilen von bemerkenswert langer Dauer. Der azyklische, intermittierende und distraktive Charakter dieser Fluktuationen kann nur auf Umweltfaktoren beruhen, die – ausreichend wirkungsvoll – zeitweise wechselsinnig, über längere Zeiträume hinweg aber auch gleichsinnig auf die Bestandesentwicklung der Wiesel einzuwirken vermögen. Die Vermutung besteht deshalb zu Recht, daß die Witterung auch für die Häufigkeit dieser Wildarten eine nicht zu unterschätzende Rolle spielt, über die wir aber bisher keine konkreten Angaben besitzen. Diese Feststellung betrifft sowohl Art, Wirksamkeit und Wirkungsdauer als auch die Wirkungsweise der Wetterfaktoren.

Im Vergleich etwa mit Dachs, Steinmarder oder Iltis besitzen Hermelin und Mauswiesel in Europa ein wesentlich größeres Verbreitungsareal, das sich weit nach Norden und in den Gebirgen bis in Höhenlagen von 3000 m ü. M. erstreckt (Van den Brink 1975). Beide Arten verfügen demzufolge über eine bemerkenswert hohe ökologische Potenz, die auf ihrer hoch entwickelten Fähigkeit beruht, die Hauptnahrungsquellen in der Form verschie-

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5001-0040 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 40–46

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

denartiger Kleinsäugetiere auch während des Winters effizient zu nutzen (Stubbe 1973a, 1973b).

Dennoch ist denkbar, daß gewisse Wettereinflüsse auch für die Wiesel eine bedeutsame Rolle spielen. Die Wiesel sind in ihrer Nahrungswahl hoch spezialisiert und müssen wegen ihrer sehr geringen Körpergröße einen intensiven Stoffwechsel aufrecht erhalten. Zur Regulierung der Körpertemperatur und für die energiezehrenden Streifzüge bedürfen sie kurzfristig und regelmäßig einer – im Vergleich zum Körpergewicht – großen Futtermenge (Erlinge 1983).

Als nachteilig für die Bestandesentwicklung der Wiesel müssen deshalb vor allem jene Wetterfaktoren in Betracht gezogen werden, die indirekt über die Beutetierpopulationen den Nahrungserwerb beeinträchtigen könnten. Als solche sind anzuführen:
- Tiefe Temperaturen und hohe Niederschläge während des Sommerhalbjahres, welche die Häufigkeit der Wühlmäuse vermindern.
- Schneearme, regenreiche Winter, die eine erhöhte Wintermortalität bei den Beutetieren zur Folge haben.
- Große Schneemengen, welche die winterliche Ernährung für die Wiesel erheblich erschweren.

In Hinblick auf diese Tatbestände haben wir in der vorliegenden Studie den Versuch unternommen, die Struktur und Valenz von einigen für die Wiesel maßgebenden Witterungselementen zu ermitteln. Zu diesem Zweck wurde die Problemstellung auf folgende Fragen ausgerichtet:
- Wie ist unter Ausschluß der gegenseitigen Störung die abundanzdynamische Bedeutung von Lufttemperatur und Niederschlag zu werten?
- Gibt es im Jahresverlauf bestimmte Monate, die sich im Vergleich zum Sommerhalbjahr oder zur Winterperiode durch eine besondere Wirksamkeit der meteorologischen Elemente auszeichnen?
- In welchem Ausmaß ist der Nachweis der abundanzdynamischen Wirksamkeit abhängig von der Bemessungsdauer, die man den Wetterfaktoren zu Grunde legt?
- Inwieweit vermag der gemeinsame Einfluß der maßgebenden Witterungselemente den ausgewiesenen Streckenverlauf bei den Wieseln zu erklären?

Material und Methode

Die Untersuchung bezieht sich ausschließlich auf das Gebiet des Kantons Graubünden. In diesem Areal fallen die Niederschläge im allgemeinen geringer aus als in der Nordalpenzone, weil die regenbringenden Westwinde ihre Feuchtigkeit großenteils bereits an den vorgelagerten Gebirgszügen abgeben. Großen Kantonsteilen kommt ein typisch kontinentaler Klimacharakter zu, für den die ausgeprägten täglichen und jahreszeitlichen Temperaturunterschiede sowie ein intensives Strahlungsklima kennzeichnend sind.

Wie dies die mittleren Klimadaten von fünf Klimastationen belegen (Tab. 1), variierten Lufttemperatur und Niederschlag bedingt durch den langfristigen Beobachtungszeitraum in einem bemerkenswert weiten Bereich. Damit besteht die Gewähr, daß unsere Streckenanalyse die unter dem gegebenen Allgemeinklima möglichen Schwankungen im Witterungsverlauf hinreichend berücksichtigt.

Hermelin und Mauswiesel sind in der Jagdstatistik nicht auseinandergehalten und mußten aus diesem Grunde gemeinsam ausgewertet werden. Im langjährigen Durchschnitt der Periode 1902 bis 1979 betrug die Jahresstrecke dieser beiden Arten 95 Stück und bewegte sich zwischen den Extremwerten von 326 Stück im Jahre 1905 und 8 Stück im Jahre 1913.

Die Witterungselemente der Periode 1942 bis 1953 unterscheiden sich prägnant von denjenigen der übrigen Zeitabschnitte (Tab. 2) vor allem dadurch, daß man verbunden mit tiefen Wintertemperaturen und stark verminderten Niederschlägen während des Sommerhalbjahres extrem hohe Durchschnittstemperaturen während der Fortpflanzungsperiode der Wühlmäuse registrierte.

Dieser zwölfjährige Zeitabschnitt zeichnete sich somit durch betont kontinentale Klimabedingungen aus, und dementsprechend hoch war auch die mittlere Jahresstrecke an Wieseln mit rund 119 Stück. Im Gegensatz zum Dachs oder zu den Rauhfußhühnern lag die durchschnittliche Zahl der erlegten Wiesel aber bereits vor dem Jahre 1942 mit 109 Stück nur wenig unter dem Maximum und sank erst nach 1953 auf den sehr tiefen Stand von 65 Stück pro Jahr. Schon die einfache Gegenüberstel-

Tabelle 1

Veränderlichkeit von Lufttemperatur und Niederschlag, 1902–1979

Mittelwerte der Stationen Bever, Platta-Medels, Davos-Platz, Schuls und Vicosoprano

Monat	Lufttemperatur, ° C			Niederschlagssumme, mm		
Periode	Mittel	Minimum	Maximum	Mittel	Minimum	Maximum
X	5,16	0,30	8,74	89,9	2,6	277,4
XI	−0,29	− 3,12	2,50	87,2	6,4	266,0
XII	−4,07	− 9,20	−0,76	63,5	3,8	229,2
I	−5,19	−10,06	−1,46	54,4	6,8	180,6
II	−3,85	−12,30	0,64	54,0	6,4	179,6
III	−0,44	− 3,94	3,20	62,5	9,1	166,1
IV	3,57	0,40	6,88	74,8	21,6	151,4
V	8,41	4,68	11,34	96,4	27,6	208,8
VI	11,78	8,98	14,18	107,0	33,2	189,2
VII	13,62	10,72	17,14	119,5	35,8	215,8
VIII	12,94	10,06	15,84	130,5	49,4	249,2
IX	9,90	5,46	13,16	101,8	13,2	300,2
X–II	−1,65	− 3,57	−0,30	349,0	156,6	656,8
III–IX	8,54	7,20	10,51	692,5	402,4	936,8
X–IX	4,30	3,26	5,25	1041,5	644,0	1523,0

Tabelle 2

Durchschnittliche Monatsmitteltemperaturen und Niederschlagssummen während verschiedener Zeitabschnitte

Mittelwerte der Stationen Bever, Platta-Medels, Davos-Platz, Schuls und Vicosoprano

Zeitabschnitt	1902–1979	1902–1941	1942–1953	1954–1979
mittlere Jahresstrecke an Wieseln, Stück	94,8	108,7	119,1	64,9
Lufttemperatur, °C				
Winterperiode (Monate X–II)	−1,65	−1,81	−1,83	−1,29
Fortpflanzungsperiode (Monate III–IX)	8,54	8,41	9,38	8,35
Niederschlag, mm				
Winterperiode (Monate X–II)	349,0	359,5	332,4	340,2
Fortpflanzungsperiode (Monate III–IX)	692,5	697,7	659,5	700,0

lung der Wetterdaten und Streckenergebnisse (Tab. 2) weist darauf hin, daß die Häufigkeit der Wiesel weniger durch das Wetter während des Sommerhalbjahres als vielmehr durch die winterlichen Lebensbedingungen beeinflußt worden ist. Diese Aussage bedarf jedoch der Bestätigung durch einwandfreie statistische Auswertungsmethoden.

Die Streckenangaben für die Wiesel umfassen im Kanton Graubünden den für schweizerische Verhältnisse ungewöhnlich langen Zeitraum von 1902 bis 1979, wobei allerdings zufolge von generellen Jagdverboten für vier Jahre keine Abschußziffern zur Verfügung stehen. Das vorhandene Datenmaterial liefert somit für jede überprüfte Größe die Zahl von $n = 74$ Einzelwerten.

Die Abhängigkeiten der Jahresstrecken S von den einzelnen Witterungselementen wurden durchwegs mit Hilfe der Regressions- und Korrelationsanalyse untersucht, wozu wir mit Rücksicht auf die gestellte Aufgabe sowohl die einfachen als auch die partiellen Korrelationskoeffizienten berechnet haben. Um den gemeinsamen Einfluß der maßgebenden Witterungselemente bestimmen zu können, bedienten wir uns zusätzlich noch des Verfahrens der schrittweisen multiplen Regression (Imsl-Library 1979).

Die Auswahl der unabhängigen Variablen beschränkte sich auf die Lufttemperatur und die Niederschlagssumme, die wir in folgender Form für unsere Analyse verwendeten:
- Der Jahreszyklus beginnt mit dem Monat Oktober des Vorjahres und endet mit dem Monat September.
- Überprüft wurden sowohl die Meßwerte der einzelnen Monate als auch diejenigen der Jahresperiode, der Winterperiode (Monate Oktober bis Februar) und der Fortpflanzungsperiode (Monate März bis September).
- Der als „Fortpflanzungsperiode" bezeichnete Zeitabschnitt umfaßt den Zeitraum zwischen dem Beginn der Fortpflanzung bei den Wühlmäusen (VIRO und NIETHAMMER 1982; REICHSTEIN 1982; NIETHAMMER und KRAPP 1982; KRAPP und NIETHAMMER 1982) und dem Einsetzen winterlicher Lebensbedingungen.
- Die Dauer für die Bemessung der Wetterfaktoren wurde auf 1, 2, 4, 6, 8, 10 und 12 Jahre festgesetzt. Damit wird die Zahl der Jahre wiedergegeben, die zur Berechnung der Durchschnittswerte verwendet worden ist. Die entsprechenden Jahre liegen unmittelbar vor den einzelnen Jahresstrecken.

Gesamthaft ergibt sich aus diesen Definitionen die große Zahl von 210 verschiedenartigen Witterungselementen, die vollumfänglich in unsere Analyse einbezogen worden sind. Die für sie benützten Abkürzungen kennzeichnen den Wetterfaktor, den Monat oder die Jahreszeit sowie die Bemessungsdauer (Tab. 3).

Tabelle 3

Abkürzungen der Witterungselemente

(Beispiele)

Symbole	Definition
T_1 (1)	Mittlere Lufttemperatur, Monat Januar Bemessungsdauer 1 Jahr
N_9 (12)	Niederschlagssumme, Monat September Bemessungsdauer 12 Jahre
T_W (4)	Durchschnittliche Monatsmitteltemperatur Winterperiode, Monate Oktober bis Februar Bemessungsdauer 4 Jahre
N_F (2)	Niederschlagssumme Fortpflanzungsperiode, Monate März bis September Bemessungsdauer 2 Jahre
T (8)	Durchschnittliche Monatsmitteltemperatur Jahresperiode, Monate Oktober bis September Bemessungsdauer 8 Jahre
N (6)	Niederschlagssumme Jahresperiode, Monate Oktober bis September Bemessungsdauer 6 Jahre

Sämtliche Daten über die Witterung entnahmen wir den langjährigen Meßreihen (SCHUEPP 1961; UTTINGER 1965; Schweiz. Meteorolog. Zentralanst. 1961–1979) der gut über das gesamte Kantonsgebiet verteilten Stationen Bever (1712 m), Platta-Medels (1378 m), Davos-Platz (1561 m), Schuls (1253 m) und Vicosoprano (1065 m). Gerechnet wurde ausschließlich mit den Mittelwerten dieser fünf Stationen.

Ergebnisse

Aus dem umfangreichen, von uns berechneten Zahlenmaterial wird hier nur eine engere Auswahl wiedergegeben, welche genügt, um auf wesentliche methodische Fragen hinzuweisen und die für die Wiesel entscheidenden Witterungselemente aufzuzeigen. Am besten geeignet für diesen Zweck sind die partiellen Korrelationskoeffizienten von Temperatur und Niederschlag sowie die Ergebnise der schrittweisen multiplen Regression.

Ein zutreffendes Urteil über die Auswirkungen von Lufttemperatur und Niederschlag

auf die Jahresstrecke S ist nur möglich unter der Voraussetzung, daß die Störung zwischen diesen beiden unabhängigen Variablen wechselseitig ausgeschaltet wird. Diese Bedingung ist bei den partiellen Korrelationskoeffizienten erfüllt, die einer Regressionsgleichung von der Form $S = a + bT_{(\times)} + cN_{(\times)}$ zugeordnet sind. Sie liefern die ersten Anhaltspunkte über die Wirksamkeit der untersuchten Wetterkomponenten (Tab. 4).

Tabelle 4

Abhängigkeit der Jahresstrecke S von Lufttemperatur und Niederschlag

Partielle Korrelationskoeffizienten

Meteorologisches Element	Bemessungsdauer, Jahre	Korrelationskoeffizienten			Signifikanz, P		
		Jahreszeit (Monate)					
		X–II	III–IX	X–IX	X–II	III–IX	X–IX
Lufttemperatur	1	−0,109	+0,155	+0,047	–	–	–
	2	−0,203	+0,186	+0,011	–	–	–
	4	−0,261	+0,095	−0,082	0,05	–	–
	6	−0,249	+0,138	−0,063	0,05	–	–
	8	−0,244	+0,121	−0,039	0,05	–	–
	10	−0,215	+0,096	−0,019	–	–	–
	12	−0,192	+0,087	+0,019	–	–	–
Niederschlagssumme	1	+0,001	−0,067	−0,080	–	–	–
	2	−0,052	−0,033	−0,096	–	–	–
	4	−0,120	−0,054	−0,151	–	–	–
	6	−0,281	+0,045	−0,196	0,05	–	–
	8	−0,332	−0,003	−0,228	0,01	–	–
	10	−0,333	+0,094	−0,163	0,01	–	–
	12	−0,392	−0,037	−0,277	0,001	–	0,05

Deutlich ersichtlich ist aus diesen Angaben der Tatbestand, wonach die Strecke der Wiesel nur innerhalb längerer Zeiträume deutlich auf die Veränderungen der Wetterfaktoren reagieren. Damit die unter dem gegebenen Allgemeinklima maßgebenden Witterungseinflüsse überhaupt erkannt werden können, ist man deshalb dazu gezwungen, die langfristige Wirkungsdauer der Wetterkomponenten zu beachten.

Nach den Ergebnissen in der Tabelle 4 kommen für die Wiesel als abundanzdynamisch wichtige Faktoren in erster Linie die Wetterelemente der Winterperiode in Betracht. Die partiellen Korrelationskoeffizienten weisen eindeutig darauf hin, daß für die weitere Überprüfung bei der Lufttemperatur die vier- bis sechsjährigen, bei den Niederschlägen die zehn- bis zwölfjährigen Durchschnittswerte der Monate Oktober bis Februar in Rechnung gestellt werden müssen.

Die in der Tabelle 4 enthaltenen Angaben liefern erst ein vorläufiges Resultat, weil darin die Korrelationen zwischen den Wetterfaktoren unterschiedlicher Bemessungsdauer noch nicht berücksichtigt sind. Außerdem ist abzuklären, inwieweit einzelnen Monaten eine besondere Bedeutung für das Streckenergebnis beigemessen werden darf. Diese beiden Ergänzungen wurden von uns derart vorgenommen, daß wir zwei Regressionsmodelle berechnet haben, einerseits auf der Grundlage von 20 verschiedenen Monatsmittelwerten, andererseits mit den zugeordneten Periodenmittelwerten, die alle nach dem ersten Befund (Tab. 4) als Schlüsselfaktoren der Abundanzdynamik in Frage kommen können.

Die Ergebnisse der schrittweisen multiplen Regression (Tab. 5) erteilen nun den gewünschten Aufschluß über die Konstellation und das Zusammenwirken der maßgebenden Wetterfaktoren. Im Kanton Graubünden erwiesen sich – belegt durch die signifikanten Einflüsse der sechsjährigen Temperaturmittel und der zwölfjährigen Durchschnittswerte des Niederschlags – die Lebensbedingungen während der Winterperiode als bedeutsame Faktoren der Bestandesentwicklung.

Tabelle 5

Ergebnisse der schrittweisen multiplen Regression

Signifikanzniveau P = 0,05

Gleichung Nr.	Unabhängige Variablen	Regressionsgleichungen $y = a + bx_1 + cx_2 + dx_3 + \ldots$		B %
1	$T_{10}(4)$ bis $T_2(4)$ $T_{10}(6)$ bis $T_2(6)$ $N_{10}(10)$ bis $N_2(10)$ $N_{10}(12)$ bis $N_2(12)$	$S = + 100{,}399$ $- 23{,}4514\ T_2(6)$ $- 1{,}43484\ N_{11}(12)$	$+ 25{,}5025\ T_{10}(6)$ $- 1{,}94806\ N_1(10)$	35,8
2	$T_W(4)$, $T_W(6)$ $N_W(10)$, $N_W(12)$	$S = + 416.138$ $- 1{,}14569\ N_W(12)$	$- 47{,}5162\ T_W(6)$	23,0

Mit diesem Resultat wird zunächst einmal deutlich gemacht, daß bei den Wieseln eine Begrenzung der Populationsgröße sowohl durch hohe Wintertemperaturen als auch durch große Schneemengen zustandekommen kann. Es zeigt sich aber außerdem, daß die Abhängigkeit der Wieselstrecke von der Witterung mit rund 36 Prozent lediglich über eine relativ kleine, mehrfache Bestimmtheit verfügt. Demzufolge ließ sich der ausgewiesene Streckenverlauf mit Hilfe der Regressionsgleichung 1 (Tab. 5) nur mit erheblichen Abweichungen nachvollziehen (Tab. 6).

Tabelle 6

Vergleich der ausgewiesenen mit den berechneten Strecken

Zeitabschnitt	mittlere Jahresstrecke gemäß Statistik 1	gemäß Gleichung 1 2	Differenz 1 − 2 = 3	Abweichung in % 3 in % von 1
1902–1941	108,7	105,2	+ 3,5	+ 3,2
1942–1953	119,1	99,1	+20,0	+16,8
1954–1979	64,9	78,3	−13,4	−20,6

Diskussion

Die Resultate der vorliegenden Studie geben Anlaß zu den folgenden Überlegungen:

In methodischer Hinsicht muß hervorgehoben werden, daß die gleitenden Durchschnittswerte der meteorologischen Elemente Zusammenhänge aufzeigen können, die mit der ausschließlichen Verwendung von einjährigen Meßwerten verborgen bleiben.

Um eine Streckenanalyse möglichst aussagekräftig zu gestalten, sollte man stets berücksichtigen, daß der abundanzdynamische Einfluß von Wetterfaktoren oft an unterschiedlich lange Zeiträume gebunden ist. Außerdem muß die Analyse – aufgegliedert nach Monaten – einen ganzen Jahreszyklus umfassen und das Zusammenwirken der Witterungselemente überprüfen.

Obschon damit zu rechnen ist, daß die Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse im Sommerhalbjahr die Bestandesentwicklung der Beutetiere zum Teil erheblich beeinflussen, wurde dadurch die Jahresstrecke der Wiesel nicht in nachweisbarem Umfang verändert. Dieser Befund weist darauf hin, daß das Angebot an Beutetieren nicht allein von Wettereinflüssen abhängig ist, sondern in hohem Maß dem spezifischen Fluktuationenverlauf der Beutetierpopulationen unterliegt.

Zwischen den Jahresstrecken der Wiesel und den langjährigen Durchschnittstemperaturen der Winterperiode besteht eine statistisch gesicherte negative Korrelation. Diese

Feststellung belegt die ungünstigen Auswirkungen hoher Wintertemperaturen, die zur Folge haben, daß die Niederschläge häufig in der Form von Regen niedergehen. Durch schneearme Winter mit naßkalter Witterung wird vermutlich der Gesundheitszustand der Wiesel geschwächt. Derartige Wetterbedingungen könnten aber außerdem die an sich schon geringen Winterbestände gewisser Beutetierpopulationen auf ein kritisches Maß herabsetzen (Stein 1958).

Große Schneemengen wirkten sich ebenfalls zum Nachteil der Wiesel aus unter der Voraussetzung, daß sie sich über viele Jahre hinweg wiederholten. Dieses Ergebnis läßt sich damit erklären, daß unter der Einwirkung großer Schneelasten die Schneedecke satt auf der Bodenoberfläche liegt. Dadurch wird den Wieseln der Zugang zu den Beutetieren in ausgedehnten Geländeteilen erschwert oder unmöglich gemacht.

Zusammenfassung

Die vorliegende Studie befaßt sich mit den Auswirkungen des Witterungsverlaufs auf die jährliche Gesamtstrecke der Hermeline und Mauswiesel im Kanton Graubünden (Schweiz). Die Untersuchung erstreckt sich über den Zeitraum 1902 bis 1979 und umfaßt die Lufttemperatur und die Niederschlagssumme, die beide als ein- bis zwölfjährige Durchschnittswerte in die Analyse einbezogen worden sind. Es zeigte sich dabei, daß witterungsbedingte Bestandesverminderungen selbst bei jenen Wildarten festzustellen sind, die auf Grund ihrer Verbreitung eine hohe Widerstandskraft gegenüber extremen Wettereinflüssen erwarten lassen. Als nachteilig für die Bestandesentwicklung der Wiesel erwiesen sich unter dem gegebenen Allgemeinklima milde, regenreiche Winter sowie große Schneemengen, sofern sie sich über viele Jahre hinweg wiederholten. Für die Wetterfaktoren des Sommerhalbjahres ließen sich dagegen keine signifikanten Einflüsse auf die Wieselstrecke nachweisen.

Literatur

Schweiz. Meteorolog. Zentralanst. (1961–1979): Annalen, **98–116**.
Anonym (1979): The IMSL-LIBRARY. Houston: International Mathematical and Statistical Libraries, Inc. Vol. **3**, RLSEP 1–5.
Brink van den, F. H. (1975): Die Säugetiere Europas. Hamburg und Berlin: Paul Parey.
Erlinge, S. (1983): Raubtiere und ihre Beute. Naturopa **45**, 24–26.
Krapp, F.; Niethammer, J. (1982): *Microtus agrestis* – Erdmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Hrsg. von J. Niethammer, F. Krapp. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. Band 2/I, Nagetiere II, 349–373.
Niethammer, J.; Krapp, F. (1982): *Microtus arvalis* – Feldmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Hrsg. von J. Niethammer, F. Krapp. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. Band 2/I, Nagetiere II, 284–318.
Reichstein, H. (1982): *Arvicola terrestris* – Schermaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Hrsg. von J. Niethammer, F. Krapp. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. Band 2/I, Nagetiere II, 217–252.
Schuepp, M. (1961): Klimatologie der Schweiz. C, 2. Teil. Langjährige Temperaturreihen. Beih. Ann. Schweiz. Meteorolog. Zentralanst., 1–62.
Stein, G. H. W. (1958): Die Feldmaus. Wittenberg-Lutherstadt: A. Ziemsen Verlag.
Stubbe, M. (1973a): Das Hermelin – *Mustela erminea* L. In: Buch der Hege. Hrsg. von H. Stubbe. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag. Band I, Haarwild, 288–303.
Stubbe, M. (1973b): Schutz und Hege des Mauswiesels – *Mustela nivalis* L. In: Buch der Hege. Hrsg. von H. Stubbe. Berlin: Deutscher Landwirtschaftsverlag, Band I, Haarwild, 304–318.
Uttinger, H. (1965): Klimatologie der Schweiz. E, 1.–3. Teil. Niederschlag. Beih. Ann. Schweiz. Meteorolog. Zentralanst., 1–124.
Viro, P.; Niethammer, J. (1982): *Clethrionomys glareolus* – Rötelmaus. In: Handbuch der Säugetiere Europas. Hrsg. von J. Niethammer, F. Krapp. Wiesbaden: Akad. Verlagsges. Band 2/I, Nagetiere II, 109–146.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. Kurt Eiberle und Jean-François Matter, Fachbereich Waldbau, Institut für Wald- und Holzforschung der ETH Zürich, ETH-Zentrum. CH-8092 Zürich

Sex ratio distribution in the Siberian Tiger *Panthera tigris altaica* (Mammalia: Felidae)

By J. MLÍKOVSKÝ

From the Department of Evolutionary Biology of the Czechoslovak Academy of Sciences, Praha

Receipt of Ms. 7. 8. 1984

Abstract

Sex ratio distribution was studied in 652 litters of the Siberian Tiger *Panthera tigris altaica.* It was found to be simply binomial, both at birth as well as after 3 months of kitten's life, when much of their early postnatal mortality was found to be finished. Overall sex ratio (males to females) was 0.962 at birth and 0.910 three months later. The deviation from unity was found to be statistically non-significant in both cases.

These data do not support the theory that females are capable of adjusting the sex ratio of their offspring.

Introduction

Although the sex ratio belongs to the most vividly discussed problems in the contemporary theoretical ecology (see, e.g., TRIVERS and WILLARD 1973; CHARNOV 1975; WILLIAMS 1979; CLUTTON-BROCK 1982), only very few data regarding the statistical distribution of sex ratio in clutches or litters were published thus far. Because the data of this kind are of importance for the current discussion of various theories attempting to solve evolution and ecological importance of the sex ratio (HARMSEN and COOKE 1983), I decided to present here an analysis of the sex ratio distribution in the Siberian Tiger *Panthera tigris altaica* (TEMMINCK 1845).

Material and methods

The data on the litter size and sex composition of individual litters were extracted from published International Tiger Studbooks (SEIFERT and MÜLLER 1976, 1980). They are, hence, considering captive animals. Overall, data on 652 litters and 1654 newborn Siberian Tigers were available for the purposes of this study. 22 additional litters in which the sex of one or more kittens was not identified were excluded from this analysis. This action has apparently no effect on the results obtained (see LOMBARDO 1982).

Sex ratio distribution was calculated for each litter size separately, first at the time of birth and, second, at the kitten's age of 3 months. Standard statistical procedures as described in SOKAL and ROHLF (1969) were used.

Results and discussion

Sex ratio

Data presented in the Table 1 show that the overall sex ratio at birth does not depart from unity in Siberian Tiger. This result agrees well with the expected unity sex ratio in monogamous species (DARWIN 1871; FISHER 1930; CREW 1937; EDWARDS 1962; MAYNARD SMITH 1978) to which Siberian Tiger belongs (MAZÁK 1979).

On the other hand, FISHER (1930) suggested that the overall sex ratio at birth should depend on the relative cost of production of the two sexes (see also KOLMAN 1960;

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5001-0047 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 47–51

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Bodmer and Edwards 1960; MacArthur 1965; Verner 1965; Leigh 1970; Spieth 1974). In the Siberian Tiger, birth weights of males seem to be higher than those of females, although the data are still insufficient (Mazák 1979). Hence, according to Fisher's hypothesis, the expected overall sex ratio should be skewed toward females. This is obviously not the case in the Siberian Tiger (see Tab. 1) which agrees in this respect with various size dimorphic birds (see Selander 1960, 1961; Howe 1976, 1977; Newton 1979; Newton and Marquiss 1979; Fiala 1981; Richter 1983).

Table 1

Overall sex ratio in litters of Siberian Tiger *Panthera tigris altaica* at birth

Litter size	No. of litters	N♂	(%♂)	N♀	(%♀)	N♂/N♀	X^2
1	113	59	(52.2)	54	(47.8)	1.093	0.111*
2	212	194	(45.8)	230	(54.2)	0.843	1.528*
3	207	311	(50.1)	310	(49.9)	1.003	0.0008*
4	104	203	(48.8)	213	(51.2)	0.953	0.120*
5	16	44	(55.0)	36	(45.0)	1.222	0.400*
together	652	811	(49.0)	843	(51.0)	0.962	0.310*

* Not significant at p = 0.1

It is obvious that early postnatal mortality may, if differential, change the secondary sex ratio. To investigate its possible effect I calculated the overall sex ratio for kittens which survived first three months of their life. Although it decreased from 0.962 to 0.910 during that time period (see Tab. 2), the deviation from unity was again found to be statistically not significant, and the effect of early postnatal mortality on the overall sex ratio could be, then, rejected in the Siberian Tiger.

Table 2

Overall sex ratio in litters of Siberian Tiger *Panthera tigris altaica* three months after birth

Litter size	No. of litters	N♂	(%♂)	N♀	(%♀)	N♂/N♀	X^2
1	146	70	(47.9)	76	(52.1)	0.921	0.123*
2	174	161	(46.3)	187	(53.7)	0.861	0.971*
3	150	214	(47.6)	236	(52.4)	0.907	0.538*
4	53	105	(49.5)	107	(50.5)	0.981	0.009*
5	6	15	(50.0)	15	(50.0)	1.000	0.000*
together	529	565	(47.6)	621	(52.4)	0.910	1.322*

* Not significant at p = 0.05

Sex ratio distribution

The expected statistical distribution of the sex ratio within litters is the binomial one (e.g. Edwards 1962). There are, however, several theories on why and under which conditions the sex ratio may or even should be non-binomial.

First, Verner (1965), Charnov (1975) and Taylor and Sauer (1980), among others, suggested that for females it should be selectively advantageous to produce equal numbers of sons and daughters. If so, the sex ratio distribution should deviate from the binomial one

Table 3

Sex ratio distribution in litters of the Siberian Tiger *Panthera tigris altaica* at birth

Litter size	No. of litters	♂ : ♀	No. of litters observed	No. of litters expected	X^2
		2 : 0	46	44.5	
2	212	1 : 1	102	105.3	0.200*
		0 : 2	64	62.3	
		3 : 0	33	26.0	
		2 : 1	66	77.8	
3	207	1 : 2	80	77.5	3.921*
		0 : 3	28	25.7	
		4 : 0	5	5.9	
		3 : 1	28	24.8	
4	104	2 : 2	36	39.0	0.897*
		1 : 3	27	27.2	
		0 : 4	8	7.1	
		5 : 0	1	0.9	
		4 : 1	3	3.3	
		3 : 2	5	3.8	
5	16	2 : 3	5	4.4	0.821*
		1 : 4	2	1.8	
		0 : 5	0	0.3	

* Not significant at $p = 0.1$

Table 4

Sex ratio distribution in litters of the Siberian Tiger *Panthera tigris altaica* three months after birth

Litter size	No. of litters	♂ : ♀	No. of litters observed	No. of litters expected	X^2
		2 : 0	38	37.3	
2	174	1 : 1	85	86.5	0.052*
		0 : 2	51	50.2	
		3 : 0	18	16.2	
		2 : 1	51	53.4	
3	150	1 : 2	58	58.8	0.409*
		0 : 3	23	21.6	
		4 : 0	2	3.2	
		3 : 1	20	13.0	
4	53	2 : 2	11	19.9	9.119*
		1 : 3	15	13.5	
		0 : 4	5	3.4	
		5 : 0	0	0.2	
		4 : 1	1	0.9	
		3 : 2	2	1.9	
5	6	2 : 3	2	1.9	0.433*
		1 : 4	1	0.9	
		0 : 5	0	0.2	

* Not significant at $p = 0.05$

towards less variance (HARMSEN and COOKE 1983). This is not the case in the Siberian Tiger (see Tab. 3), as well as in the Lesser Snow Goose *Anser caerulescens* (HARMSEN and COOKE 1983), Eastern Bluebird *Sialia sialis* (LOMBARDO 1982), and Man *Homo sapiens sapiens* (GEISSLER 1889; EDWARDS 1958; EDWARDS and FRACCARO 1958, 1960). However, the data available are still too scarce to allow a substanciated rejection of this theory.

Second, if different females are genetically predisposed to produce either more sons or more daughters (see HOHENBOKEN for review), the sex ratio distribution should deviate from the binomial one toward greater variance (HARMSEN and COOKE 1983). Such a deviation was actually observed in one study on Man (GEISSLER 1889; EDWARDS 1958), but neither in another one (EDWARDS and FRACCARO 1958, 1960), nor in the Siberian Tiger (see Tab. 3), Lesser Snow Goose (HARMSEN and COOKE 1983), and Eastern Bluebird (LOMBARDO 1982).

Because deviations from the binomial distribution required in both of the theories mentioned above may not be apparent at birth, but may be reached by differential mortality of young soon after birth, I tested this by calculating the sex ratio distribution in litters at the 3 months age of Siberian Tiger kittens, when much of their juvenile mortality was found to be finished (468 = 28.3 % of 1654 kittens born were dead at that time). In this case, too, the sex ratio distribution was found to agree quite closely with the expected binomial one (see Tab. 4), so that, again, the theories mentioned above could not be supported.

Zusammenfassung

Das Geschlechterverhältnis und seine Verteilung beim Sibirischen Tiger Panthera tigris altaica (Mammalia: Felidae)

Das Geschlechterverhältnis und seine Verteilung wurde bei neugeborenen und drei Monate alten Sibirischen Tigern in Zoologischen Gärten berechnet. Bei der Geburt war es bei 1654 Jungtieren 0,962 (♂ zu ♀), drei Monate später bei 1186 überlebenden Jungtieren 0,910. Die Abweichung von 1 war in keinem Fall signifikant. Die Verteilung des Geschlechterverhältnisses in den einzelnen Würfen wich weder bei der Geburt noch drei Monate danach signifikant von einer Binomialverteilung ab.

Diese Daten unterstützen nicht die Theorie, daß die Weibchen das Geschlecht ihrer Nachkommen beeinflussen können.

References

BODMER, W. F.; EDWARDS, A. W. F. (1960): Natural selection and the sex ratio. Ann. Human Genet. **24,** 239–244.

CHARNOV, E. L. (1975): Sex ratio selection in an age-structured population. Evolution **29,** 366–368.

CLUTTON-BROCK, T. H. (1982): Sons and daughters. Nature **298,** 11–12.

CREW, F. A. E. (1937): The sex ratio. Am. Nat. **71,** 529–559.

DARWIN, C. (1871): The descent of Man, and selection in relation to sex. London: John Murray.

EDWARDS, A. W. F. (1958): An analysis of GEISSLER's data on the human sex ratio. Ann. Human Genet. **23,** 6–15.

— (1962): Genetics and the human sex ratio. Adv. Genet. **11,** 239–272.

EDWARDS, A. W. F.; FRACCARO, M. (1958): The sex ratio distribution in the offspring of 5477 Swedish ministers of religion, 1585–1920. Hereditas **44,** 447 ff.

— (1960): Distribution and sequences of sexes in a selected sample of Swedish families. Ann. Human Genet. **24,** 245–252.

FIALA, K. N. (1981): Reproductive cost and the sex ratio in Red-winged Blackbirds. In: Natural selection and social behavior. Ed. by R. D. ALEXANDER and D. W. TINKLE. New York: Chiron, 198–214.

FISHER, R. A. (1930): The genetical theory of natural selection. Oxford: Oxford University Press.

GEISSLER, A. (1889): Beiträge zur Frage des Geschlechterverhältnisses der Geborenen. Z. kgl. sächs. statist. Bureau **35,** 1–24.

HARMSEN, R.; COOKE, F. (1983): Binomial sex-ratio distribution in the Lesser Snow Goose: a theoretical enigma. Am. Nat. **121,** 1–8.

HOHENBOKEN, W. D. (1981): Possibilities for genetic manipulation of sex ratio in livestock. J. anim. Sci. **52,** 265–277.

HOWE, H. F. (1976): Egg size, hatching asynchrony, sex and brood reduction in the Common Grackle. Ecology **57,** 1195–1207.

— (1977): Sex-ratio adjustment in the Common Grackle. Science **198,** 744–746.

KOLMAN, W. A. (1960): The mechanism of natural selection for the sex ratio. Am. Nat. **94**, 373–377.
LEIGH, E. G. (1970): Sex ratio and differential mortality between the sexes. Am. Nat. **104**, 205–210.
LOMBARDO, M. P. (1982): Sex ratios in the Eastern Bluebird. Evolution **36**, 615–617.
MACARTHUR, R. H. (1965): Ecological consequences of natural selection. In: Theoretical and mathematical biology. Ed. by T. WATERMAN and H. MOROWITZ. New York: Blaisdell, 388–397.
MAYNARD SMITH, J. (1978): The evolution of sex. Oxford: Oxford University Press.
MAZÁK, V. (1979): Der Tiger *(Panthera tigris)*, 2nd rev. ed. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.
NEWTON, I. (1979): Population ecology of raptors. Vermillion: Buteo Books.
NEWTON, I.: MARQUISS, M. (1979): Sex ratio among nestlings of the European Sparrowhawk. Am. Nat. **113**, 309–315.
RICHTER, W. (1983): Balanced sex ratios in dimorphic altricial birds: the contribution of sex-specific growth dynamics. Am. Nat. **121**, 158–171.
SEIFERT, S.; MÜLLER, P. (1976): Internationales Tigerzuchtbuch – International Tiger studbook. Leipzig: Zoologischer Garten.
— (1980): Internationales Tigerzuchtbuch – International Tiger studbook. Leipzig: Zoologischer Garten.
SELANDER, R. K. (1960): Sex ratio of nestlings and clutch size in the Boat-tailed Grackle. Condor **62**, 34–44.
— (1961): Supplemental data on the sex ratio in nestling Boat-tailed Grackles. Condor **63**, 504.
SOKAL, R. R.; ROHLF, F. J. (1969): Biometry. San Francisco: Freeman.
SPIETH, P. T. (1974): Theoretical considerations of unequal sex ratios. Am. Nat. **108**, 837–849.
TAYLOR, P. D.; SAUER, A. (1980): The selective advantage of sex ratio homeostasis. Am. Nat. **116**, 305–310.
TRIVERS, R. L.; WILLARD, D. E. (1973): Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. Science **179**, 90–92.
VERNER, S. (1965): Selection for sex ratio. Am. Nat. **99**, 419–421.
WILLIAMS, G. C. (1979): The question of adaptive sex ratio in outcrossed vertebrates. Proc. roy. Soc. London **(B) 205**, 567–580.

Author's address: Dipl.-Biol. JIŘÍ MLÍKOVSKÝ, Department of Evolutionary Biology, Czechoslovak Academy of Sciences, Na Folimance 5, CS–120 00 Praha 2, Czechoslovakia

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

Die saharischen Vorkommen von *Eliomys* Wagner, 1840

Von D. KOCK

Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt a. M.

Eingang des Ms. 30. 7. 1984

Die Variationsbreiten von Färbung (besonders des Schwanzes), Ohrgröße und Schädelproportionen bei n-afrikanischen Gartenschläfern des Formen-Komplexes *Eliomys quercinus munbyanus – E. melanurus* wurden zuletzt von KAHMANN und THOMS (1981) untersucht.

Zum weiterführenden Verständnis der Beziehungen von *munbyanus* (Pomel, 1856) (terra typ.: Oran, NW-Algerien) und den Taxa, die als Mischformen bzw. Übergänge zu *melanurus* Wagner, 1839 (loc. typ.: am Mt. Sinai) angesehen werden, nämlich *lerotina* (Lataste, 1885) (loc. typ.: Ghardaia), *tunetae* Thomas, 1903 (loc. typ.: Kairouan, Zentral-Tunesien), *occidentalis* Thomas, 1903 (einschließlich *riggenbachi* Heim de Balsac, 1936: 332, lapsus; loc. typ.: Rio de Oro = Umgebung von Villa Cisneros), *cyrenaicus* Festa, 1922 (loc. Typ.: Gheminez, Cyrenaica, Libyen) und *denticulatus* Ranck, 1968 (loc. typ: El Gatrun, Fezzan, Libyen) empfehlen KAHMANN und THOMS (1981) im Gebiet der libysch-algerischen Grenze, im NE-Fezzan und Zentral-Libyen weitere, bisher nicht bekannte

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5001-0051 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 51–54

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Populationen aufzuspüren, um möglicherweise dadurch bestehende Probleme (z. B. Fortpflanzungszyklus, vgl. KAHMANN und THOMS 1973) klären zu können.

Belege für die südlichen Areal-Grenzen des *E. quercinus melanurus*-Komplexes (bisher nur von NIETHAMMER 1959 kartiert) wurden in neuerer Zeit bemerkenswert ergänzt (vgl. Abb. 1). KAHMANN und THOMS (1981) lag Material von folgenden s-marokkanischen Fundorten vor: Tarfaya; Tan Tan; sw. Goulimine; s. Tiznit; Tazenakht; se. Quarzazate; Anoual; MONTEIL (1951) nennt bereits ein Vorkommen im „Pays Tekna" (Region um Anja; Aouinet Torkoz nach SAINT GIRONS und PETTER 1965) und ich selbst sah USNM 475718 von nw. Figuig. Die bisher südlichsten Funde in Algerien stammen von Aïn Sefra (FOLEY 1922), Ghardaia (TRISTRAM 1860; LATASTE 1885), Bou Saâda (LATASTE 1885), Hassi el Abiod (HEIM DE BALSAC 1936), Ouargla (NIETHAMMER 1959), Blidet Amor s. Touggourt (NADER et al. 1983), sowie von El Kantara am Aurès Gebirge (NIETHAMMER 1959; KAHMANN und THOMS 1981). Die entsprechenden Fundorte in S-Tunesien sind Tozeur (COLAS-BELCOUR und RAGEAU 1951) und Douz (LAVAUDEN 1926) [BERNARD (1969) hingegen betont das Fehlen des Gartenschläfers in tunesischen Oasen ausdrücklich! (vgl. dazu Vorkommen in den Oasen des Mzab und Fezzan)] sowie Matmata (BLANC 1935), Douiret (COLAS-BELCOUR und RAGEAU 1951) und Tatahouine (BLANC 1935).



Die südlichen *Eliomys*-Vorkommen in N-Afrika. Dreieck: von NIETHAMMER (1959) für NW-Afrika, von RANCK (1968) für Libyen, von OSBORN und HELMY (1980) für Ägypten kartierte Funde; Punkte: für die Kartierung des Verbreitungsareals bisher nicht berücksichtigte Vorkommen. Zeichnung: Senck. Mus. (GUDRUN VOLKENING)

Das Vorkommen von *occidentalis* in „Rio de Oro" (= Villa Cisneros) ist bislang scheinbar völlig isoliert (MARTINEZ Y SAEZ 1886; THOMAS 1903; SPATZ 1926; VALVERDE 1957). Ein Auffinden weiterer Populationen im atlantischen Einflußbereich in der W-Sahara erscheint nach Lage der SW-marokkanischen Fundorte wahrscheinlich; KAHMANN und THOMS (1981) stellen SW-marokkanisches Material ohne Kommentar zu *occidentalis.*

Für das „isolierte" Vorkommen von *denticulatus* im Fezzan wurde der spezielle Hinweis von KAHMANN und THOMS (1981) auf eine weitere Anbindung an existierende Populationen schon lange erfüllt, wenn auch taxonomisch nicht auswertbar.

LYON (1821), die älteste Quelle für das Vorkommen von *E. quercinus* in N-Afrika, gibt Hinweise auf Populationen im Fezzan, speziell in Sukhna (29°01′ N – 15°45′ E); er erhielt dort 1820 einen arboricolen Nager mit buschigem, schwarzen Schwanz und einer dachsähnlichen Gesichtszeichnung (:271, 318, 320), welcher an der Käfigoberseite mit dem Rücken nach unten kletterte, und in Gefangenschaft andere Nager tötete und fraß.

Die Betonung einer dachs-ähnlichen Gesichtszeichnung durch einen englischen Beobachter (*Eliomys* Wagner, 1840 fehlt auf den Britischen Inseln), die Kletterfähigkeit und

Carnivorie sowie das Fehlen eines weiteren arboricolen Rodentiers mit Kopfzeichnung und buschigem Schwanz in Libyen (vgl. RANCK 1968) lassen einzig eine Identifizierung mit *Eliomys* zu.

Die Funde in NW-Libyen (BLAAUW 1900: [exportiert von] Tripoli; KLAPTOCZ 1909: Gharian; Gherran w. Tripolis; FULMEK 1909: Gherran; Toschi 1951: Gebel tripolitano; HUFNAGL 1972: Gharian; Gargaresh w. Tripolis; Tauorga) und im NE des Landes (FESTA 1922: Gheminez; HARTERT 1923: Benghazi; SETZER 1957: Derna) verbindet das bisher übersehene Vorkommen bei Sukhna (vgl. Abb.) mit dem scheinbar isolierten *denticulatus*-Vorkommen im Fezzan (RANCK 1968: Murzuk; Temenhint; Goddua; El Gatrun). Bereits TOSCHI (1951) erhielt Angaben, die er auf *Eliomys*-Vorkommen bezieht, für die Oasen Brak und Murzuk; mit der Bestätigung des letzteren Fundortes durch RANCK (1968) und dem Vorkommen in Sukhna erscheint auch Brak als recht wahrscheinlicher Fundort (bei Brak sammelte RANCK [1968] Kleinsäuger, ohne auf *Eliomys* zu stoßen).

Das von RANCK (1968) für Libyen kartierte Verbreitungs-Areal von *Eliomys* ist unvollständig, von ihm selbst zitierte Quellen sind nicht eingetragen (z. B. FESTA 1922 und HARTERT 1923), bzw. falsch lokalisiert (KLAPTOCZ 1909: Gharian statt Gherran).

Die hier kartierte *Eliomys*-Verbreitung in N-Afrika zeigt (vgl. Abb.), daß die südliche Areal-Grenze mit zahlreicheren Fundorten tiefer in Wüstengebiete hineinreicht, als bisher nach vorhandenen Quellen dargestellt wurde (vgl. Karten in NIETHAMMER 1959; RANCK 1968; BERNARD 1969), daß die saharischen Vorkommen höchstwahrscheinlich keine isolierten Populationen darstellen, und daß mit üblichen Sammelmethoden tatsächliche Vorkommen nicht immer bestätigt werden können. Daraus resultiert wohl, daß BERNARD 1969 tunesische Oasen als Habitat ausschließt, SETZER (1957) das Vorkommen in Gheminez bezweifelt und RANCK (1968) das Tier bei seiner Sammeltätigkeit in Sukhna nicht fand.

Literatur

BERNARD, J. (1969): Les mammifères de Tunisie et des régions voisines. Bull. Fac. Agronom. **24/25,** 39–172.

BLAAUW, F. W. (1900): Notes on the Zoological Garden of Berlin. Proc. zool. Soc. Lond. **1900,** 299–306.

BLANC, M. (1935): Faune tunisienne, dactylographiée en trois parties. 1. Mammifères. Tunis.

COLAS-BELCOUR, J.; RAGEAU, J. (1951): Tiques de Tunisie. Ixodines. Arch. Inst. Pasteur Maroc **4,** 354–359.

FESTA, E. (1922): Missione zoologica del Dott. E. FESTA in Cirenaica. Mammiferi. Boll. Mus. zool. Anat. comp. r. Univ. Torina **36,** 1–7.

FOLEY, H. (1922): Contribution à l'étude de la fauna saharienne. Bull. Soc. Hist. nat. Afr. Nord **13,** 70–76.

FULMEK, L. (1909): Siphonaptera LATR. von Tripolis und Barka. Nach der Sammlung von Dr. BRUNO KLAPTOCZ im Jahre 1906. Zool. Jb. Syst. **28,** 289–292.

HARTERT, E. (1923): Short notes on the mammals of Cyrenaica. Novit. Zool. **30,** 89–90.

HEIM DE BALSAC, H. (1936): Biogéographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord. Bull. biol. France Belgique **21** (Suppl.), 1–446.

HUFNAGL, E. (1972): Libyan mammals. Harrow: Oleander Press.

KAHMANN, H.; THOMS, G. (1973): Zur Bionomie des Gartenschläfers *Eliomys quercinus denticulatus* Ranck, 1968 aus Libyen. Z. Säugetierkunde **38,** 197–208.

— (1981): Über den Gartenschläfer *(Eliomys)* in nordafrikanischen Ländern (Mammalia: Rodentia: Gliridae). Spixiana **4,** 191–228.

KLAPTOCZ, B. (1909): Beitrag zur Kenntnis der Säuger von Tripolis und Barka. Zool. Jb. Syst. **27,** 237–272.

LATASTE, F. (1885): Description d'un nouveau rongeur de la famille des myoxidés, originaire du Mzab (Sahara algérien). Le Naturaliste **7,** 61–63.

LAVAUDEN, L. (1926): Les vertébrés du Sahara. Tunis: A. Guénard.

LYON, G. F. (1821): A narrative of travels in northern Africa in the years 1818–1819 and 1820, accompanied by geographical notices of Soudan and of the course of the Niger. London: John Murray.

MARTINEZ Y SAEZ, F. DE P. (1886): Reptiles. Mammíferos, 522. In: Apuntes de un viaje por el Sáhara occidental. By F. QUIROGA. Ann. Soc. españ. Hist. nat. **15,** 495–523.

Monteil, V. (1951): Contribution à l'étude de la faune du Sahara occidental du sanglier au phacochère. Catalogue des animaux connus des Tekna, des Rguibat et des Maures. Notes Docum. Inst. hautes Étud. maroc. **8**, 1–169.
Nader, I. A.; Kock, D.; Al-Khalili, A. K. D. (1983): *Eliomys melanurus* (Wagner 1839) and *Praomys fumatus* (Peters 1878) from the Kingdom of Saudi Arabia (Mammalia: Rodentia). Senckenbergiana biol. **63**, 313–324 [für 1982].
Niethammer, J. (1959): Die nordafrikanischen Unterarten des Gartenschläfers *(Eliomys quercinus)*. Z. Säugetierkunde **24**, 35–45.
Osborn, D. J.; Helmy, I. (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). Fieldiana Zool., (NS) **5**, 1–579.
Ranck, G. L. (1968): The rodents of Libya. Taxonomy, ecology and zoogeographical relationships. Bull. U.S. natn. Mus. **275**, I–VIII 1–264.
Saint Girons, M.-Ch.; Petter, F. (1965): Les rongeurs du Maroc. Trav. Inst. scient. chérif. (Zool.) **31**, 1–58.
Setzer, H. W. (1957): A review of Libyan mammals. J. Egypt. publ. Hlth. Assoc. **32**, 41–82.
Spatz, P. (1926): Meine Reise nach Rio de Oro. Reisebericht und Beobachtungen an Säugetieren. Z. Säugetierkunde **1**, 23–28.
Thomas, O. (1903): On a small collection of mammals from the Rio de Oro, western Sahara. Novit. Zool. **10**, 300–302.
Toschi, A. (1951): Mammiferi della Libia. Ric. Zool. appl. Caccia, Suppl. **2**, 137–177.
Tristram, H. B. (1860): The great Sahara: wanderings south of the Atlas Mountains. London: John Murray.
Valverde, J. A. (1957): Aves del Sahara español (Estudio ecologico del desierto). Madrid: Inst. Estud. afric.

Anschrift des Verfassers: Dr. Dieter Kock, Forschungsinstitut Senckenberg, Senckenberg-Anlage 25, D-6000 Frankfurt/M. 1

BEKANNTMACHUNG

Einladung

Die 59. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. findet von Sonntag, dem 29. September, bis Donnerstag, dem 3. Oktober 1985, in Hannover statt.

Vorläufiges Programm

Sonntag, 29. September:	Anreise	
	16.00 Uhr:	Besuch des Zoologischen Gartens Hannover, Adenauerallee 3, Führung: Lothar Dittrich und Mitarbeiter
	19.00 Uhr:	Begrüßungsabend in der Zoogaststätte
Montag, 30. September:	9.00 Uhr:	in der Aula der Tierärztlichen Hochschule Eröffnung der Tagung durch den 1. Vorsitzenden, Begrüßung
	9.30 Uhr:	Hauptvortrag: Heinz Stephan (Frankfurt), anschließend Kurzvorträge (Cephalisation, Telencephalisation, Neocorticalisation)
	17.00 Uhr:	Mitgliederversammlung
	19.30 Uhr:	Hauptvortrag – Filme

Dienstag, 1. Oktober:	9.00 Uhr:	Hauptvortrag: W. VON ENGELHARDT (Hannover), anschließend Kurzvorträge und Posterdemonstrationen (Nahrung – Ernährung – Verdauung)
Mittwoch, 2. Oktober:	9.00 Uhr:	Hauptvortrag: LOTHAR DITTRICH (Hannover), anschließend Kurzvorträge (Probleme Zoologischer Gärten)
	14.30 Uhr:	Besichtigung von Forschungseinrichtungen der Tierärztlichen Hochschule, Demonstrationen
	19.00 Uhr:	Geselliger Abend, Institut für Zoologie, Bünteweg 17
Donnerstag, 3. Oktober:		Exkursionen, Besichtigungem

Alle Interessierten sind zu dieser Tagung herzlich eingeladen. Wir werden auch diesmal versuchen, neben der Vielfalt der säugetierkundlichen Referate, einige Schwerpunkte zu setzen.

Das Programm mit Vortragsfolge wird allen Mitgliedern und auf Anfrage auch Nichtmitgliedern rechtzeitig vor der Tagung zugesandt. Falls besondere persönliche Einladungen gewünscht werden, wird gebeten, sich an den 1. Vorsitzenden, Prof. Dr. HANS-JÜRG KUHN, Anatomie, Kreuzbergring 36, D-3400 Göttingen, zu wenden.

Bitte melden Sie die Vorträge, die in der Regel nicht länger als 15 Minuten dauern sollten, und Posterdemonstrationen für diese Tagung möglichst frühzeitig, spätestens aber bis zum 15. Mai 1985 beim Geschäftsführer der Gesellschaft, Prof. Dr. ERWIN KULZER, Institut für Biologie III der Universität, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen, an.

Den Tagungsort betreffende und organisatorische Fragen beantwortet Prof. Dr. MANFRED ROEHRS, Institut für Zoologie, Tierärztliche Hochschule, Bischofsholer Damm 15, D-3000 Hannover (Tel. [05 11] 8 56 87 41).

BUCHBESPRECHUNGEN

BOGNER, H.; GRAUVOGL, A. (Hrsg.): **Verhalten landwirtschaftlicher Nutztiere.** Stuttgart: Eugen Ulmer 1984. Tierzuchtbücherei. 435 S.; 185 Abb.; 40 Tab. DM 128,–. ISBN 3-8001-4345-3

In jüngerer Zeit hat sich an veterinärmedizinischen und agrarwissenschaftlichen Fakultäten und Hochschulen ein besonderer Wissenschaftszweig etabliert, der anwendungsorientiert und mit praktischem Bezug zu forschen bemüht ist. Diese Disziplin – von den Betreibenden als „Nutztierethologie" bezeichnet – ist als eine Form von deskriptiver Ethologie aus einem besonderen Spannungsfeld entstanden, das nicht nur bei Sachverständigen in kontroversen Ansichten dokumentiert ist. Die Problematik besteht darin, optimal wirtschaftliche und technologisch durchorganisierte, personaleinsparende Haustierhaltung und Tierproduktion mit den Erfordernissen des Tierschutzes in Einklang zu bringen. Das vorliegende, von einem Autorengremium geschriebene Buch kann im deutschsprachigen Raum als eine erste zusammenfassende Dokumentation angesehen werden, denn es soll aufgezeigt werden, welche Verhaltensweisen den landwirtschaftlichen Nutztieren eigen sind und welche Haltungsbedingungen diesen entsprechen. Das Unterfangen erscheint daher als eine Standortbestimmung sinnvoll und begrüßenswert.

Das Buch ist in folgende einleitende und spezielle Kapitel unterteilt: Standort der Nutztierethologie (BOGNER); Allgemeine Ethologie (GRAUVOGL); Verhaltensbeobachtungen, Versuchsanlagen und -auswertungen (BOGNER); Genetik des Verhaltens (BEILHARZ); Spezielle Ethologie: 1. Pferd (HEINTZELMANN-GRÖNGRÖFT); 2. Rind (SÜSS/ANDREAE); 3. Schwein (ZERBONI/GRAUVOGL); 4. Schaf

(MEYER); 5. Geflügel (ENGELMANN); Tierschutz (SCHULTZE-PETZOLD). Den speziellen Kapiteln sind Abschnitte über Stallbau und Haltung angefügt (Pferd, Rind, Schwein, Schaf KOLLER/SÜSS; Geflügel KLEIN). Abschließend findet man Begriffsbestimmungen (MEYER), Literatur und Register. Mit dieser Gliederung wird ein übersichtliches und ansprechendes Gesamtkonzept gegeben, so daß beim Leser Interesse geweckt wird. Eine Durchsicht der einzelnen Kapitel offenbart jedoch vielfältige Schwächen, die dem Anliegen nicht dienlich sein können und sich eher schädigend auswirken. Diese Schwächen treten an mehreren Stellen des Buches auf und bestehen in erster Linie aus unsauberen Formulierungen, Gedankensprüngen, Mißverständnissen zoologischer Sachverhalte und wenig präzisen, unkritischen und kaum reflektierten Angaben. An dieser Stelle kann nicht auf alle Einzelheiten eingegangen werden, daher nur folgende Beispiele: Auf S. 55 ist über Kampfverhalten zu lesen: . . . „Die Kämpfe unterlagen ursprünglich einem festen Komment, um den gegenseitigen unnützen Beschädigungskampf zu vermeiden. Bei domestizierten Tieren wird des öfteren, unter Einfluß einer Abstumpfung der angeborenen hemmenden Mechanismen, der Komment durchbrochen. So ist es erklärlich, daß ausgewachsene Eber, wenn sie zusammengeraten, sich gegenseitig töten. Das trifft übrigens nicht zu, wenn diese Tiere von Jugend an gemeinsam gehalten worden sind. So ist es auch biotechnisch als vernünftig anzusehen, wenn Rinder enthornt werden.“

Abgesehen davon, daß Kommentkämpfe nicht entstanden sind, um Beschädigungskämpfe zu vermeiden, bleibt zu fragen, was mit ursprünglich gemeint ist und warum Beschädigungskämpfe unnütz sein sollen. Gibt es darüber hinaus wirklich keine andere erwähnenswerte Deutung für die Rangauseinandersetzungen erwachsener Eber mit tödlichem Ausgang und die gegenseitige Toleranz gemeinsam aufgezogener? Unlogisch erscheint ferner der Zusammenhang von rivalisierenden Ebern und Rinderenthornungen.

Auf S. 81 sind weitere Aussagen mit zweifelhaftem Wert zu lesen: . . . „Diese Untersuchung zeigt nochmals, daß Verhaltensweisen infolge des Selektionsdrucks durch die Domestikation verschwinden können und Aggression, Paarung und Nestbau, welche in der freien Natur wichtig sind, in ihrer Häufigkeit reduziert werden. Demnach dürfen wir erwarten, daß man durch Selektion relativ rasch das Verhalten der Hausente dem der Stockente wieder angleichen kann.“ Hier stellen sich u. a. die Fragen: Ist Paarung in der Domestikation nicht wichtig? Wie werden verschwundene Verhaltensweisen selektioniert? Ist der Vorgang der Domestikation entgegen bisherigen Erkenntnissen doch reversibel, so daß bei Hausenten das Verhaltensrepertoir von Stockenten wieder erscheint?

Solche und andere Darstellungen vor allem in den einführenden Abschnitten verfälschen zoologische Sachverhalte. Wichtige Studien zu vielen Fragen und ältere Erkenntnisse werden nicht erwähnt oder nicht zitiert, so daß die Zielsetzung des gesamten Buches darunter leidet. Darüber können auch gute Aufmachung und ansprechende Bebilderung nicht hinweghelfen. D. KRUSKA, Kiel

PUCEK, Z.; RACZYNSKI, J. (eds.): **Atlas of Polish mammals.** Polish Scientific Publishers 1983. Bd. 1: 188 pp.; Bd. 2: 90 Verbreitungskarten. Je Bd. DM 380,–. ISBN 83-01-00669-2

Der vorliegende „Atlas of Polish mammals“ ist das Ergebnis intensiver, Anfang der 60er Jahre einsetzender Forschungsarbeiten des Mammal Research Institute in Bialowieza. Ziel des Vorhabens war es, die gegenwärtige Verbreitung der wildlebenden Säugetiere Polens zu ermitteln und die Daten in gestraffter Form (Verbreitungskarten) zu veröffentlichen. Die dafür notwendigen Unterlagen wurden durch Fallenfänge und Gewöllanalysen (Kleinsäuger), durch Beobachtungen und Befragungen gewonnen (größere Arten, jagdbares Wild). Eine wesentliche Grundlage für die Erstellung der Verbreitungskarten bildeten auch Literaturangaben. Der Atlas ist zweisprachig angefaßt (polnisch und englisch). Er besteht aus 2 Bänden. Im ersten werden im Anschluß an einleitende Kapitel die gegenwärtig in Polen vorkommenden 90 Säugetierarten in systematischer Abfolge genannt. Vertreten sind die Insektenfresser durch 11 Arten, die Fledermäuse durch 21, die Hasenartigen durch 3, die Nagetiere durch 28, die Wale durch 1, die Raubtiere durch 14, die Robben durch 3 und die Paarhufer durch 9. Jeweils knappen tiergeographischen Hinweisen (z.B.: Die Verbreitung der Schneemaus in Polen ist auf die höheren Regionen der Tatra beschränkt) folgt die Aufzählung aller Fundorte. Den Band beschließt ein umfangreiches Literaturverzeichnis. Der zweite Band besteht ausschließlich aus Verbreitungskarten, d.h. aus einem das polnische Territorium überziehenden Raster 10 × 10 km großer Quadrate, in das die Vorkommen der einzelnen Arten punktuell eingetragen sind. Der vorliegende Atlas ist eine begrüßungswerte Neuerscheinung und für all jene ein unentbehrliches Nachschlagewerk, die sich mit Fragen der Säugetierverbreitung in Europa befassen. Die Qualität des Werkes wird durch die Mitarbeit zahlreicher anerkannter polnischer Säugetierforscher verbürgt (PUCEK, RUPRECHT, CABOŃ-RACZYŃSKA, SURDACKI, RACZYŃSKI, BUCHALCZYK, WOLK). Die Fachwelt wird es den Herausgebern und den Mitarbeitern zu danken wissen, daß sie die Mühen einer nachahmenswerten Fleißarbeit auf sich genommen haben. Um wieviel besser stände es um unsere Kenntnis der Verbreitung europäischer Säugetiere, wenn entsprechende Atlanten auch für andere Länder vorlägen. H. REICHSTEIN, Kiel

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 270,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 50,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 50 (1985) 1, 1–56
InterCode: ZSAEA 7 50 (1), 1–56 (1985)

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey

Vol. 50 (2), 57–128, Mai 1985 ISSN 0044-3468 C 21274 F

EITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien“ abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1985 Paul Parey. Verlag: Paul Parey, Hamburg und Berlin. Anschriften: Spitalerstr. 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstr. 44–47, D-1000 Berlin 61. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., D-2240 Heide/Holst.

Untersuchungen über die Drüsen der Gesichtsregion der ägyptischen Mausschwanz-Fledermaus *Rhinopoma hardwickei cystops* Thomas, 1903

Von E. Kulzer, I. Helmy und Gundula Necker

Institut für Biologie III der Universität Tübingen und U. S. Naval Medical Research Unit No. 3 Cairo, Egypt

Eingang des Ms. 31. 1. 1985

Abstract

A study of the skin glands in the face of the Egyptian mouse-tailed bat Rhinopoma hardwickei

The facial area of *Rhinopoma hardwickei* contains a great number of glands. Holocrine sebaceous glands are located in a layer below the epidermis. They are branched, alveolar and usually associated with hairs. Sebum is expelled into the hair follicles. It may be accumulated in a central cavity until it is discharged. The sudoriparous apocrine sweat glands are tubular and penetrate deeply into the subcutaneous tissue. They consist of a duct with narrow lumen and portions for accumulation and secretion of sweat. The tubular glands are either meanderlike or highly coiled. The excretory ducts usually open onto the surface of the skin in close association with hair follicles. The ducts of both sebaceous- and sudoriparous glands may also open into hair follicles. The secretory epithelium of sweat glands is columnar, the portion for accumulation consits of cuboidal cells. Both are surrounded by myoepithelial cells. The apocrine sweat glands may be stimulated just by handling captive bats (emotional stimuli: fear, aggression); they do not function in thermoregulation.

Einleitung

Die Gesichtsdrüsen der Fledermäuse erregten bereits im 19. Jahrhundert das Interesse zahlreicher Anatomen. Eine eingehende histologische Untersuchung und eine erste Zusammenfassung der Befunde lieferte aber erst Schaffer (1940). Neuere, vor allem vergleichende Untersuchungen wurden von Dalquest und Werner (1954) und von Quay (1970) ausgeführt. Ihr besonderes Interesse galt der merkwürdigen Gesichtshaut der Fledermäuse und der Verteilung von Talg- und Schweißdrüsen. Beide Drüsenarten gibt es danach in den Familien Rhinopomatidae, Emballonuridae, Natalidae und Vespertilionidae. Die Familien Phyllostomatidae, Mollossidae und Chilonycteridae besitzen dagegen nur Talgdrüsen. Trotz einer Reihe histologisch-anatomischer Untersuchungen (Zusammenfassung bei Quay 1970) gibt es bisher nur wenige Hinweise auf die Sekretion der Drüsen. Sisk (1957) fand bei *Myotis lucifugus* nach elektrischer oder chemischer Reizung eine Ausschleusung kleiner wäßriger Tröpfchen in der Nähe der Sinushaare. Die Schweißdrüsen erwiesen sich als unempfindlich gegenüber Wärme; sie haben keine thermoregulatorische Bedeutung. Eine Auslösung der Schweißsekretion gelang bei *Rhinopoma hardwickei* (Kulzer et al. 1984). Ihre Schweißdrüsen wurden bereits von Madkour (1961) und von Quay (1970) histologisch untersucht, über ihre Sekretabgabe war bislang nichts bekannt. Ziel der vorliegenden Untersuchung war eine präparatorische Darstellung der Drüseneinheiten, eine räumliche Rekonstruktion der Drüsen nach Schnitten in den drei Raumebenen und eine Klärung des Ablaufes der Schweißsekretion.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5002-0057 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 57–68

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Material und Methoden

Zur mikroanatomischen und histologischen Untersuchung standen formol-konservierte adulte Fledermäuse sowie drei Jungtiere der Art *Rhinopoma hardwickei* zur Verfügung. Sie stammten aus verschiedenen Grabkammern in der Nähe der Pyramiden von Gizeh (Cairo) und wurden an Ort und Stelle fixiert. Zur histologischen Bearbeitung wurden die Nasenhälften abpräpariert und in Paraplast eingebettet. Die Schnitte wurden in allen drei Raumebenen angefertigt; ihre Dicke betrug 6–8 µm. Für die Übersichtspräparate wurde die HE-Färbung, für eine kontrastreichere Darstellung der Drüsen die Azanfärbung nach Heidenhain angewendet. Die fotografischen Aufnahmen wurden mit dem Zeiss-Standardmikroskop mit Aufsetzkamera M 35 gemacht. Die binokulare Untersuchung erfolgte mit dem Zeiss-Stereo-Mikroskop DRC mit Aufsetzkamera M 35 und Contax 139 Quarz. Nahaufnahmen während der Sekretion wurden mit dem Balgengerät und einer Exacta-Varex hergestellt.

Für die physiologischen Untersuchungen standen 10 Fledermäuse (8 ♂♂ und 2 ♀♀) vom gleichen Fundort zur Verfügung. Sie wurden am 6. 8. 1983 gefangen, in Cairo eingewöhnt und dann nach Tübingen gebracht. Hier werden sie seither in Käfigen gehalten und in der Regel täglich gefüttert. Das Einfangen der Tiere im Käfig und die anschließende Handhabung (Festhalten) zur Fütterung löst häufig die Schweißsekretion an den Wangen aus. Typische Verhaltensweisen konnten dabei beobachtet werden. Die Ausschleusung der Sekrettropfen und ihre wäßrige Konsistenz wurde mit der Jod-Stärke-Methode von Wada und Takagaki (1948) nachgewiesen und fotografiert. Mit einer Nizo-S 8-Kamera konnte auch der zeitliche Ablauf der Sekretion festgehalten werden. Die Messung der Körpertemperatur erfolgte mit einem Thermistor (Thermophil Typ 4013, Ultrakust D-8375 Ruhmannsfelden), die Aufzeichnung der Herzfrequenz (EKG) mit einem Siemens-Cardiostat T. Auf Einzelheiten wird an entsprechender Stelle eingegangen.

Ergebnisse

Äußere Merkmale der Kopfregion

Die gesamte Hautoberfläche der Gesichtsregion ist von Drüsen und Haaren besetzt (Abb. 1). Unter dem Binokular erkennt man die Talgdrüsen als hügelige Erhebungen der Haut. Aus den meisten Drüsenkegeln ragen kurze Haare empor. Auf jeder Gesichtshälfte stehen in der Regel 11 lange Sinushaare, am äußeren Rand der Unterlippe und an der Unterseite des Kinns kurze Haare. Auch die Augenlider sind dicht von Drüsen und



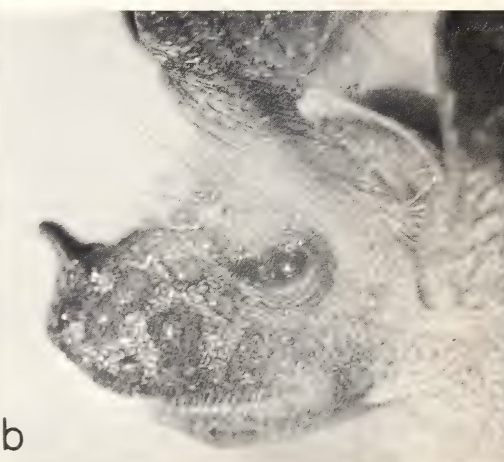


Abb. 1. Rhinopoma hardwickei. Auf den Wangen sind die kegelartigen Erhebungen der Talgdrüsen sichtbar (a); nach einem „Schweißausbruch" stehen große Sekrettropfen auf der Wange, dem Nasenrücken und am Nasenblatt (b)

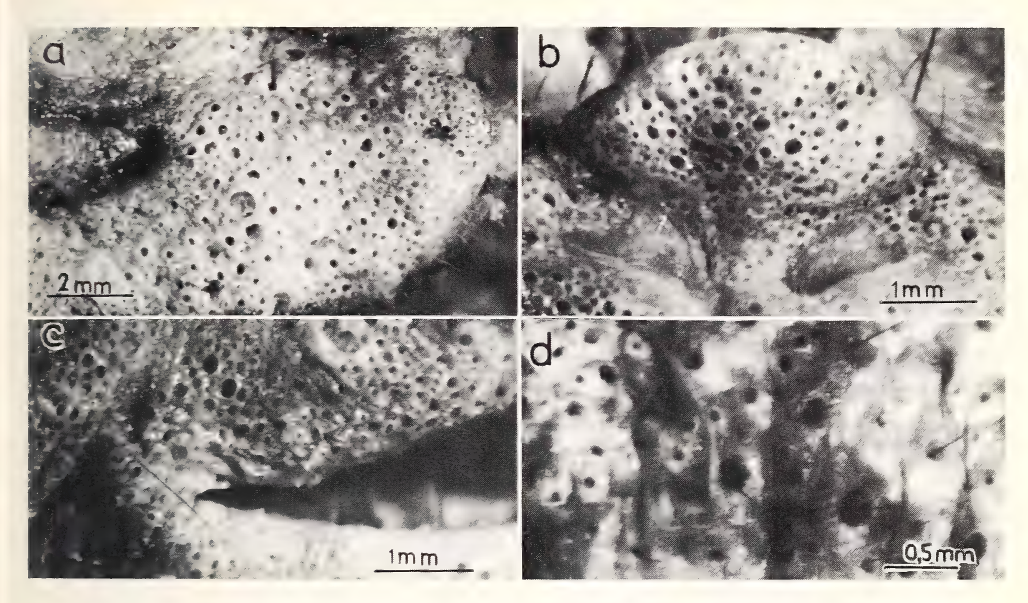


Abb. 2. Drüsenhohlräume nach mechanischer Entfernung des Talges sichtbar. a: rechte Wange vor dem vorderen Augenwinkel; b: Nasenblatt frontal mit den beiden querstehenden Nasenlöchern; c: rechter Mundwinkel; d: Öffnungen der Talg- und Schweißdrüsen mit Haaren

Haaren besetzt. Die auffällige Nasengrube wird von relativ langen Haaren reusenartig verschlossen.

An den fixierten Tieren läßt sich der Talg der Drüsen mit einer stumpfen Pinzette ausdrücken. Die Drüsenöffnungen und die zentralen Hohlräume der Drüsen bleiben dann als kraterähnliche Vertiefungen der Haut sichtbar (Abb. 2) und lassen sich auszählen. Ein besonders umfangreiches Drüsenfeld befindet sich an der Wange vor dem vorderen Augenwinkel. Auf einem Quadrat von 5 mm Kantenlänge lassen sich etwa einhundert Drüsenhohlräume erkennen. Auch das frontale Nasenblatt ist dicht von Talgdrüsen besetzt und gleicht nach dem Ausdrücken der Drüseninhalte einem Schwammgewebe. Mit relativ kleinen Öffnungen aber in großer Dichte stehen die Drüsen um den Mundwinkel, am Augenlid, über den Augen und vor den Nasenlöchern. Auf der Kinnunterseite besitzen die Talgdrüsenkegel bis zu 5 Öffnungen. Auch hier stehen kurze Haare mit den Drüsen in Verbindung. Unter dem Stereo-Mikroskop erkennt man auch die Öffnungen der Schweißdrüsen, die häufig in unmittelbarer Nähe der Haarkanälchen ausmünden.

Histologie der Drüsen

Die Talgdrüsen bilden nahezu über die ganze Gesichtsregion hinweg eine geschlossene „Schicht“. Sie liegen unmittelbar unter der Epidermis (Abb. 3). Ihre Drüsenläppchen stehen so dicht beisammen, daß dazwischen nur Platz für dünne Scheidewände aus Bindegewebe übrig bleibt. Darin ziehen in der Regel die Ausführgänge der apokrinen Schweißdrüsen zur Hautoberfläche. Im Bindegewebe findet man ferner zahlreiche Blutgefäße und quergestreifte Muskulatur. Unter der Schicht der Talgdrüsen liegt wiederum dicht gedrängt eine große Zahl von Schweißdrüsen. Sie sind in lockeres Bindegewebe mit zahlreichen Blutgefäßen eingebettet. Der Ausführgang der Schweißdrüsen ist durch eine plötzliche Verengung gegenüber dem übrigen Drüsentubulus gekennzeichnet.

An der Wangenoberfläche sind die Talgdrüsen unterschiedlich groß. Unmittelbar

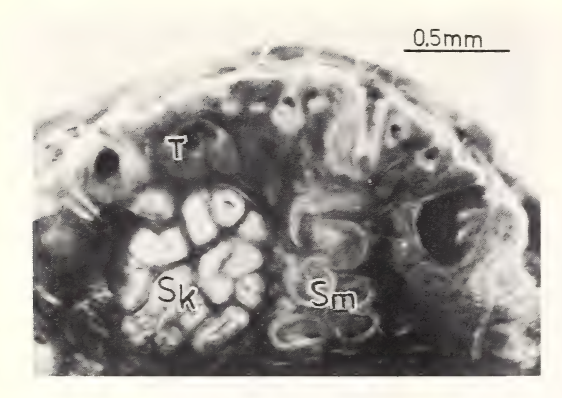


Abb. 3. Gewebeblock (Rasierklingenschnitt) aus der vorderen Nasenregion mit mäandrierenden (Sm) und knäuelartig (Sk) gewundenen Schweißdrüsen. Unter der Epidermis liegt eine Schicht von Talgdrüsen (T)

darunter liegen zahlreiche, meist in einer Ebene verlaufende Schweißdrüsentubuli. Ihre größte Länge beträgt 1,3 mm (Abb. 4). Am Nasenrücken liegen überwiegend kleinere Talgdrüsen. Die Schweißdrüsen, die auch hier erst im tieferen Bindegewebe liegen, besitzen eine knäuelartige Form und zahlreiche Windungen. Ihr Durchmesser beträgt maximal 0,5 mm. Die Drüsentubuli sind stark zu einem Knäuel zusammengedrängt. Auch das gesamte Nasenblatt ist von Talgdrüsen besetzt. Die Schweißdrüsen finden sich hier vorwiegend an der Basis der Erhebung.

Die Talgdrüsen (Abb. 5) stehen in der Regel mit einem Haarfollikel in Verbindung. Nur vereinzelt treten die Drüsen auch ohne Haare auf. Bis zur Ausschleusung liegt das Talgsekret in einem großen, birnenförmigen Speicherraum. Häufig sind Talgdrüsen auch nesterartig angeordnet und münden über einen kurzen gemeinsamen Ausführgang direkt an der Hautoberfläche. Die Talgdrüsen bestehen meist aus mehreren Drüsenläppchen, die durch Bindegewebe voneinander abgegrenzt sind. Ein Läppchen erreicht einen Durchmesser von maximal 109 µm. Oftmals lassen sich zentrale Hohlräume beobachten, die nach dem Zerfall der lipoidführenden Zellen entstehen. Die histologischen Schnitte zeigen bereits alle Stadien der Sebum-Bildung. Die äußeren, noch undifferenzierten Zellen der

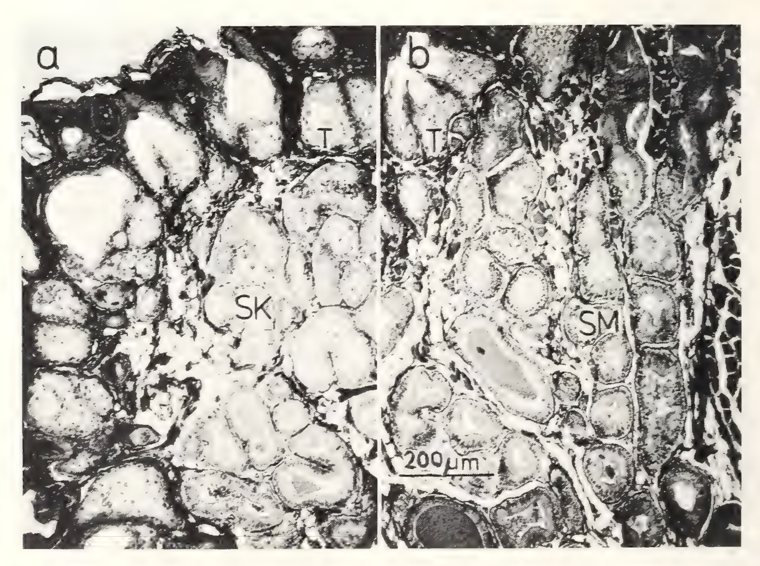


Abb. 4. Querschnitte durch den Nasenrücken (a) und die Wangenregion (b) mit Talgdrüsen (T), geknäuelten (SK) und mäandrierenden (SM) Schweißdrüsen

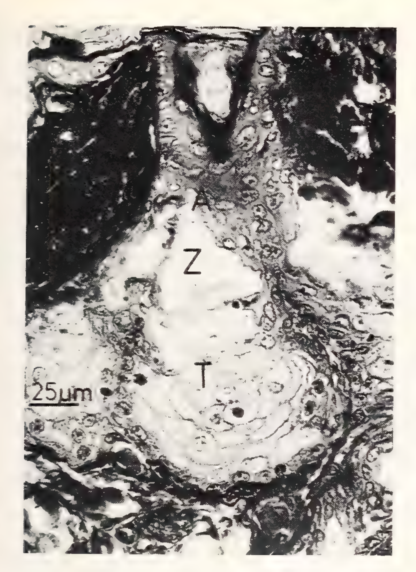


Abb. 5. Talgdrüsenläppchen (T), zentraler Hohlraum (Z), Ausführgang (A) mit Haar (Anschnitt)



Abb. 6. Ausführgang einer Schweißdrüse (SAG); schwarzes Material Stratum corneum (SC); Talgdrüsenläppchen (T)

Drüsen sind stets in Teilung begriffen. Sie bilden die Keimschicht, in der die absterbenden und in Talg umgewandelten Zellen durch mitotische Teilungen wieder ersetzt werden. Die Abkömmlinge der Keimschicht „vertalgen" zum Drüsenlumen hin; ihre Kerne werden pyknotisch und schrumpfen. Schließlich verschwinden auch die Zellgrenzen. Der Talg gelangt entweder direkt oder durch den Haarakanal an die Hautoberfläche. Die Ausführgänge der Drüsen sind von Stratum corneum ausgekleidet. Sie besitzen ein Lumen von etwa 34 µm. Das dazugehörige Haar besitzt eine Dicke von 9–11 µm.

Die Schweißdrüsen von *Rhinopoma* besitzen im Gegensatz zu den Talgdrüsen nur einschichtiges Epithel und sind apokrine Drüsen. Ihre Tubuli lassen drei Abschnitte erkennen: den Ausführgang, den sekretspeichernden und den eigentlichen sekretorischen Teil. Die teilweise stark gewundenen und ineinander verknäuelten Tubuli besitzen eine Bindegewebsscheide mit zahlreichen Blutgefäßen (Abb. 4). Ausführgang und Epidermis gehen auch hier ineinander über und zeigen einen typischen Aufbau. Das Stratum corneum der Epidermis besteht aus mehreren Lagen verhornter Zellen, in denen gelegentlich auch noch pyknotische Kerne erkennbar sind. Darunter liegt eine Schicht von Epidermiszellen mit undeutlichen Grenzen. Schließlich folgt die basale Zellschicht mit großen Kernen und einer Basalmembran. Die Zellen des Stratum corneum umfassen den Ausführgang der Drüsen und dringen bis zu 225 µm tief in das Lumen des Ganges ein. Im histologischen Bild handelt es sich um sehr dunkel gefärbtes, kompaktes Zellmaterial (Abb. 6). Die Zellen der mittleren Epidermisschicht setzen sich in der Innenschicht des Ausführganges fort. Schließlich lassen sich auch noch die basalen Zellen als Außenschicht des Ausführganges verfolgen. Nach Sisk (1957) ist die Kontinuität von den basalen Schichten der Epidermis bis zu den myoepithelialen Elementen der Tubuli ein Hinweis auf die epitheliale Abstammung der Muskelelemente der Drüsen. Sie sind auf den speichernden und sezernierenden Anteil beschränkt.

Das verhornte Material verschwindet erst im unteren Teil des Ausführganges, so daß fortan die Innenschicht der Epidermis allein den Gang säumt. Die apokrinen Schweißdrüsen münden zumeist mit einer einfachen Öffnung an der Hautoberfläche. In der Regel liegt unmittelbar daneben die Mündung eines Haarkanales, der auch noch mit einer Talgdrüse in

Verbindung steht. In diesem Fall kann eine Mischung von Schweiß und Sebum erfolgen. Der Ausführgang der Schweißdrüsen erweitert sich im oberen Teil, die eigentliche Öffnung kann jedoch wieder verengt sein. Das Lumen des Kanales hat eine durchschnittliche Weite von 19 µm.

Der Übergang zwischen Ausführgang und Speicherteil der Drüse ist an einem abrupten Wechsel der Zellhöhe erkennbar. Die kleinen flachen Zellen der Innenschicht des Ganges werden von kubischem Epithel (Höhe 15 µm) mit großen runden Zellkernen abgelöst (Abb. 7). Die flachen Zellen der Außenschicht des Ganges setzen sich als Myoepithelzellen

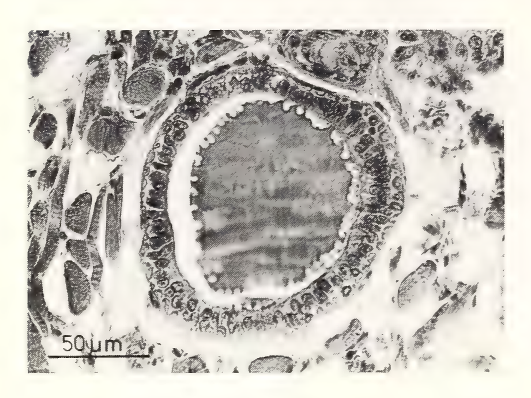


Abb. 7. Sekretspeichernder Tubulus der Schweißdrüse im Querschnitt mit isoprismatischem Epithel

fort. Sie liegen zwischen den kubischen Zellen bzw. den sekretbildenden Zellen und der Basalmembran. Der Speicherteil der Drüse enthält wahrscheinlich das vorgeformte Sekret, das nach einer Stimulierung sofort freigegeben wird. Der Speichertubulus erreicht ein Lumen bis zu 95 µm.

Der Übergang vom Sekretspeicher zum sezernierenden Teil ist wiederum an der Zellform erkennbar. Das Epithel ist hier hochprismatisch (28–30 µm) und besitzt zahlreiche Ersatzzellen. Als Außenschicht legen sich auch um die sezernierenden Zellen die Myoepithelzellen (Abb. 8). Im mikroskopischen Bild erscheinen sie als hakenförmige Einstülpungen. Sie sind parallel zur Längsachse des Drüsentubulus angeordnet. Die sekretorischen Tubuli haben einen Durchmesser von 100–150 µm und ein Lumen von 40–95 µm. Ihre Zellkerne liegen basal und sind rund bis oval. In den Drüsentubuli sind

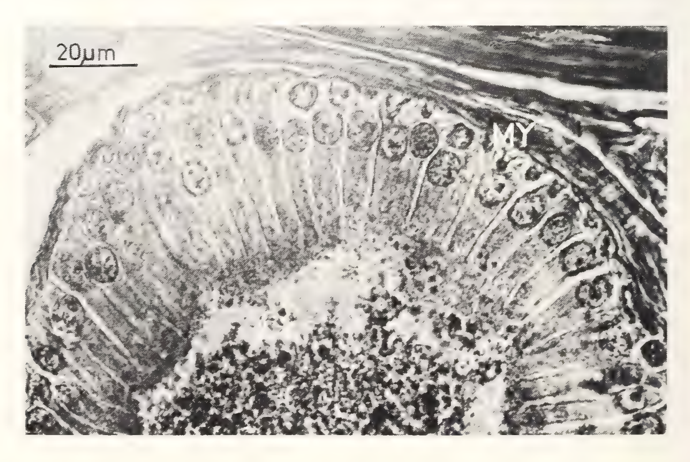


Abb. 8. Sekretionstubulus der Schweißdrüse im Querschnitt mit hochprismatischem Epithel und Myoepithelzellen (MY)

nach der Fixierung verschiedene Sekretstrukturen erkennbar. Im sezernierenden Teil liegt stark granuliertes Material, in den übrigen Abschnitten dagegen homogenes und feingranuliertes Sekret vor.

Drüsen juveniler Fledermäuse: Es ist denkbar, daß der Schweiß der apokrinen Drüsen ein Duftsekret enthält, das während der Paarungszeit eine Rolle spielt. In diesem Falle war zu erwarten, daß bei den noch nicht geschlechtsreifen Jungtieren die Drüsen in noch viel geringerem Umfang entwickelt sind. Ein Hinweis von SCHIEFFERDECKER (1922) ist hier von Interesse: Er bezeichnete das Myoepithel als „muscularis sexualis", das während der Fortpflanzung für eine erhöhte Drüsenaktivität sorgt. Die histologische Untersuchung der Drüsen erfolgte aus diesem Grunde auch an drei juvenilen Fledermäusen, die von den Muttertieren abgeworfen wurden. Zur Festlegung des Entwicklungszustandes wurde ihre Unterarmlänge gemessen und in Beziehung zu den Maßen adulter Fledermäuse (GAISLER et al. 1972) gesetzt.

Bei den Jungtieren betrugen die Unterarmlängen 35,0, 37,5 und 38,2 mm. Die entsprechenden Werte von adulten ♂♂ liegen zwischen 56,0–62,0 und von adulten ♀♀ zwischen 52,5–60,5 mm. Die histologische Untersuchung ergab in keinem Falle auffallende morphologische Unterschiede in der Ausbildung der Drüsen zwischen den Jungtieren und den adulten Fledermäusen. Eine besondere Rolle der Schweißdrüsen während der Fortpflanzungsphase ist damit unwahrscheinlich.

Sekretion der apokrinen Schweißdrüsen

Die Sekretion von Schweiß wurde erstmals im Zusammenhang mit Stoffwechseluntersuchungen beobachtet, die bei Umgebungstemperaturen über 30 °C erfolgten. Der Verdacht einer evaporativen Kühlung der Gesichtsregion lag nahe. Zweifel daran entstanden, als die Fledermäuse in der gleichen Situation, jedoch ohne die hohe thermische Belastung mit Schweißausbrüchen reagierten. Andererseits ließ sich bei Umgebungstemperaturen über 35 °C ein regelmäßiges Hecheln, aber keine Schweißsekretion auslösen, solange die Tiere unbehindert waren.

Allein die Handhabung der Fledermäuse während der Versuche verursacht höchste Erregung und führt schließlich zu der Schweißsekretion. Erregte Tiere reagieren stets mit Drohverhalten, lautem Protestgeschrei, krampfartigem Beißen und mit Fluchtversuchen. Schweißausbrüche lassen sich auch induzieren, wenn die Fledermäuse zur Fütterung aus ihren Käfigen genommen werden. Um eine Übersicht über die Reaktion zu erhalten, wurden bei allen 10 Tieren im Verlaufe von 2090 Fütterungen alle Schweißsekretionen nach dem Grad ihrer Intensität (schwach bis sehr stark) registriert. In der Zeitspanne von März 1983 bis Januar 1985 haben alle Tiere (♂♂ und ♀♀) auf diese Weise geschwitzt. Insgesamt wurden 470 Schweißausbrüche, davon 218 starke bis sehr starke, registriert. 3 ♂♂ erwiesen sich als besonders gute „Schwitzer". Bei ihnen konnte die Sekretion wochenlang und täglich ausgelöst werden. Andererseits blieb die Reaktion über mehrere Wochen hinweg ganz aus oder war nur schwach. Eine Gewöhnung ist dabei nicht auszuschließen. Bei 4 ♂♂ blieb die Zahl der Schweißausbrüche jeweils unter 40; bei den beiden ♀♀ wurde im gleichen Zeitraum 23 bzw. 19mal die Sekretion induziert. Ein Zusammenhang mit der Jahreszeit ist bislang nicht erkennbar.

Die Erregung der Fledermäuse bei der Entnahme aus den Haltungskäfigen zeigt sich auch durch den raschen Anstieg der Körpertemperatur und der Herzfrequenz. Die niedrigsten Körpertemperaturen stellen sich während der Ruhe-(Licht)Phase ein. Bei Umgebungstemperaturen um 26 °C nähert sich die Körpertemperatur bis auf wenige Zehntel Grad diesem Niveau. Die Beweglichkeit der Fledermäuse ist dadurch nicht wesentlich beeinträchtigt. Flucht- und Ausweichbewegungen sind auch noch bei Körpertemperaturen zwischen 25–27 °C möglich. Die Körpertemperatur steigt bei Erregung sofort an. Um den Körper von 27 auf 34 °C zu erwärmen, benötigen die Fledermäuse etwa

8 Minuten. Alle Temperaturmessungen wurden zwischen den Schulterblättern durchgeführt. Ähnlich rasch wie die Körpertemperatur steigt auch die Herzfrequenz. Hiernach dauert es 1–2 Stunden, bis sich erneut eine Ruhefrequenz einstellt. Erst nach einer solchen Anpassungszeit stören die Elektroden nicht mehr. Optische oder erneute mechanische Reizung löst jedoch sofort wieder eine Tachycardie aus. Die höchsten Herzfrequenzen nach Erregung liegen zwischen 540–620 Schläge/min, die Ruhefrequenzen zwischen 260–340 Schläge/min.

Unter dem Stereo-Mikroskop läßt sich beobachten, daß die Schweißsekretion innerhalb von Sekunden auslösbar ist, und daß sie mehrere Minuten anhalten kann. Sie wird jeweils als sehr stark bezeichnet, wenn die Sekrettropfen zu größeren Flächen zusammenfließen (Abb. 1b). Der wäßrige Zustand des Sekretes ließ sich mit der Jod-Stärke-Reaktion nachweisen (Abb. 9). Dazu wurde mit einem weichen Pinsel alkoholische Jodlösung auf

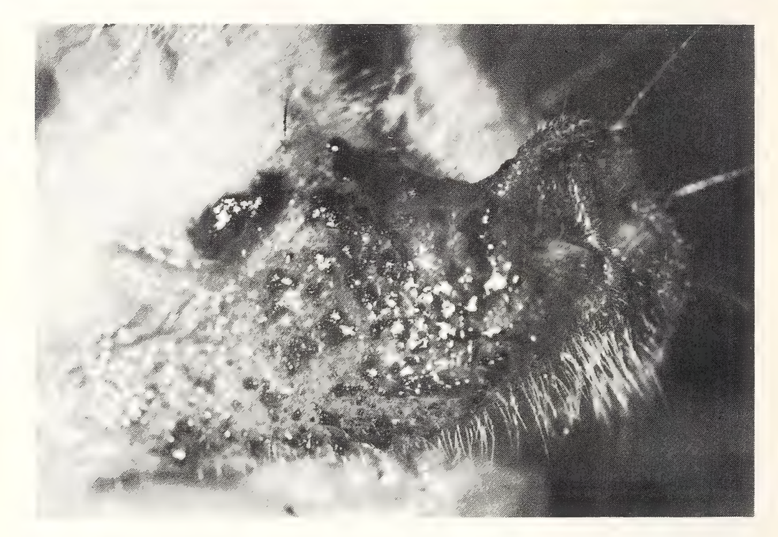


Abb. 9. Darstellung der austretenden Schweißtröpfchen mit der Jod-Stärkereaktion

eine Wange aufgetragen. Nachdem sie angetrocknet war, wurde mit einer Spatelspitze eine Mischung aus Stärkepulver und Rhizinusöl in sehr dünner Schicht aufgetragen. Sobald die wäßrigen Sekrettropfen austraten, wurden sie als schwarze Punkte, beim Zusammenfließen als schwarze Flecken sichtbar. Die Ölschicht verhinderte dabei die Evaporation, so daß die Sekretion bis zu 30 Minuten lang beobachtet werden konnte. Die Wassertröpfchen lassen sich als Punkte pro Flächeneinheit zählen. Auf einer Wangenhälfte konnten auf diese Weise 86 Ausführkanäle der Schweißdrüsen ermittelt werden. Tupft man das Sekret ab, so kommt es bei erneuter Erregung nicht mehr zur Sekretausscheidung. Verschiedentlich reagierten die beiden Wangen auch unterschiedlich, wobei nur auf einer Seite die Sekrettropfen erkennbar waren. Das Sekret ist eine glasklare Flüssigkeit. Es läßt sich mit Mikropipetten (bis 2 mg) aufnehmen und kann auch mit kleinen Stückchen von pH-Papier abgetupft werden. Die hierbei ermittelten Werte liegen zwischen pH 6–7. Die Schweißtropfen lassen sich ferner mit einer Platinöse abnehmen. Sie färben die nichtleuchtende Bunsenflamme intensiv gelb und weisen auf Na-Verbindungen hin. Auch Cl^--Ionen sind in dem Sekret enthalten (qualitativer Nachweis).

Diskussion

DALQUEST und WERNER (1954) untersuchten die Strukturen der Gesichtsregion von nordamerikanischen Fledermäusen aus 7 Familien. Danach besitzen alle holokrine Talgdrüsen, die in der Regel in Haarkanäle einmünden. Apokrine Schweißdrüsen gibt es dagegen nur bei den Familien Emballonuridae, Natalidae und Vespertilionidae. Zu den letzteren läßt sich auch die Familie der Rhinopomatidae hinzufügen. In einer Zusammenfassung der bisherigen Befunde geht QUAY (1970) ausführlich auf die Talg- und Schweißdrüsen der Gesichtshaut der Fledermäuse ein. Die Talgdrüsen treten danach generell mit Haarfollikeln auf. Soweit sie mehrlappig sind, kann das Haar und der Follikel reduziert oder modifiziert sein oder ganz fehlen. Talgdrüsen treten bei den Fledermäusen auch außerhalb der Gesichtsregion auf (CORTESE und NICOLL 1970).

Nach QUAY (1970) gleichen die Schweißdrüsen der Chiropteren in Form und Struktur den entsprechenden Organen der Insectivora. Gereadezu primitiv erscheint dabei der sackartige Sekretionsabschnitt, der über einen dünnwandigen Ausführgang mit dem Haarkanal in Verbindung steht. Die Schweißdrüsen der Fledermäuse variieren jedoch nach Durchmesser, Länge, Orientierung und nach der Zahl ihrer Windungen. Relativ einfach erscheinen die Schweißdrüsen von *Myotis lucifugus* (SISK 1957). Hier handelt es sich um tubulco-acinäre Drüsen, die aus zwei deutlich abgrenzbaren Abschnitten bestehen: dem Ausführgang, der von der Hautoberfläche bis zum Unterhautbindegewebe führt, und einem ampullenförmigen sekretorischen Anteil. Es fällt auf, daß diese Schweißdrüsen keine Windungen besitzen. Ihr Ausführgang öffnet sich unabhängig vom Haarkanal an der Hautoberfläche, er liegt jedoch meist in unmittelbarer Nähe eines Haares. Die Myoepithelzellen sind auf den sekretorischen Abschnitt beschränkt. Bereits MADKOUR (1961) und QUAY (1970) haben nach histologischen Bildern die Drüsen der Gesichtsregion von *Rhinopoma hardwickei* beschrieben. Danach befinden sich am Nasenblatt vor allem Talgdrüsen, der übrige Teil des Gesichtes ist von Talg- und Schweißdrüsen besetzt. QUAY (1970) kommt nach vergleichenden Untersuchungen zu dem Schluß, daß die Verteilung der Drüsentypen bei den verschiedenen Familien verwandtschaftliche Beziehungen erkennen läßt. Er vermutet, daß bei den Vespertilioniden die Talgdrüsen, bei den Rhinolophiden die Schweißdrüsen überwiegen und daß die Rhinopomatiden in bestimmten Verhältnissen über beide verfügen. DALQUEST und WERNER (1954) sehen in der Anwesenheit beider Drüsen bereits ein Merkmal für relativ primitive Familien.

Die vorliegende Untersuchung erlaubt erstmals eine räumliche Darstellung des Haar-Talg- und Schweißdrüsenkomplexes von *Rhinopoma hardwickei*. Ihre Drüsen sind wesentlich komplizierter gebaut als bei *Myotis lucifugus* (SISK 1954), allein schon was die Anzahl der Windungen der Schweißdrüsen betrifft (Abb. 10). Die Schweißdrüsen sind epitrichial und besitzen einen langen gewundenen Se-

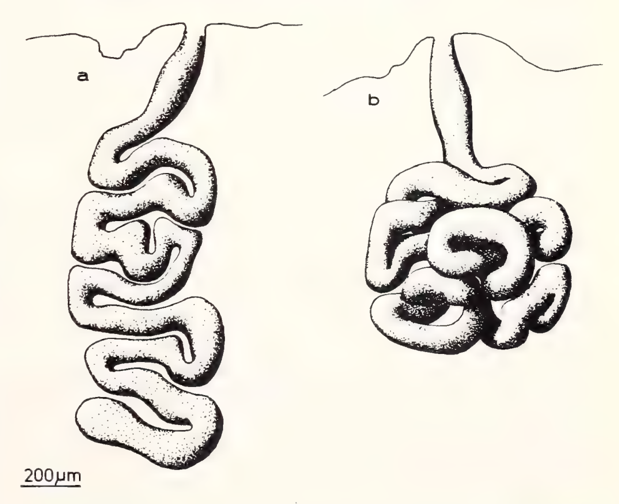


Abb. 10. Rekonstruktion der Schweißdrüsen (a) mäandrierende und (b) geknäuelte Form

kretionstubulus mit Speicherteil und Ausführkanal. Durch die massive Entwicklung der Talgdrüsenschicht werden die Schweißdrüsen in die Tiefe des Unterhautbindegewebes abgedrängt. Ihr enger Ausführgang zwängt sich zwischen den Talgdrüsen an die Oberfläche oder in einen Haarkanal (Abb. 11). Der Drüsenkomplex entspricht in vollem Umfang den Talg- und Schweißdrüseneinheiten der höher organisierten Säugetiere (Montagna 1962, 1971). Er kann kaum als einfach oder „primitiv" bezeichnet werden. Ob man die Drüsenkomplexe zur Kennzeichnung der systematischen Stellung benützen kann, sollte solange offen bleiben, bis umfangreichere vergleichende Untersuchungen vorliegen.

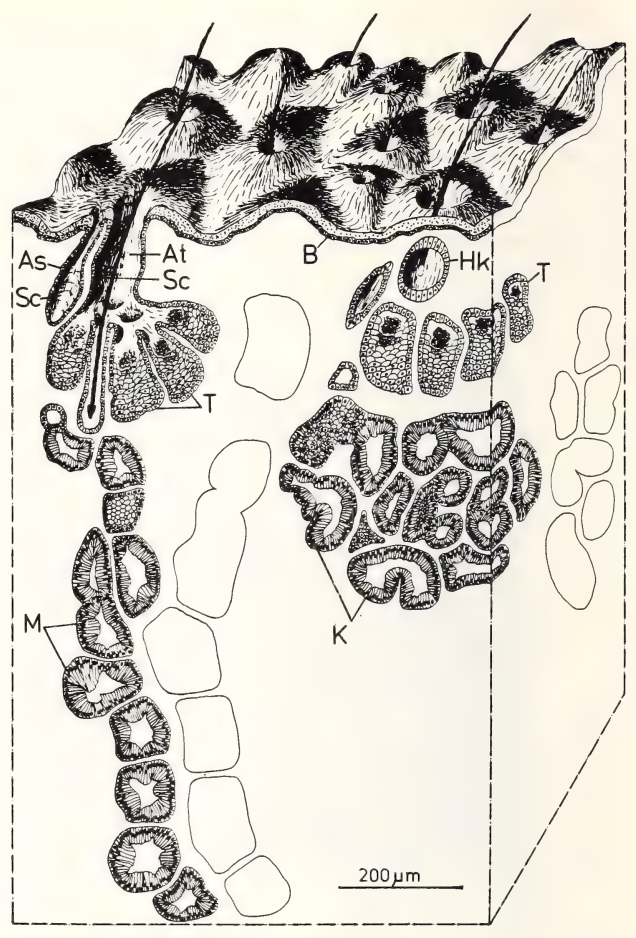


Abb. 11. Talg- und Schweißdrüsenkomplex nach histologischen Schnitten. As-Ausführgang einer Schweißdrüse; Sc-Stratum corneum; At-Ausführgang der Talgdrüse (Haarkanal); B-Basalschicht der Epidermis; T-Talgdrüsenläppchen; M-Querschnitte von mäandriernden Schweißdrüsen; K-Querschnitte von geknäuelten Schweißdrüsen; Hk-Haarkanal

Trotz der zahlreichen anatomischen und histologischen Befunde gibt es bislang nur wenige Untersuchungen über die Ursachen und die Art der Sekretion der Schweißdrüsen der Fledermäuse. Quay (1970) ist wie Sisk (1957) der Ansicht, daß die Schweißdrüsen hier keine thermoregulatorische Bedeutung haben. Vermutet wird vielmehr, daß sie ergänzend zu den Talgdrüsen arbeiten und möglicherweise auch eine Rolle bei der Körperpflege spielen. Unsere Untersuchungen an *Rhinopoma* ergaben, daß diese Fledermäuse unter Hitzebedingungen zwar hecheln, aber nicht schwitzen. Erst die Handhabung der Tiere löst nach einer entsprechenden Erregung den Schweißausbruch aus, auch wenn keine thermische Belastung vorliegt.

Da unsere Fledermäuse fast täglich von Hand gefüttert werden (Umgebungstemperatur bei 25 °C), ließen sich die Schweißausbrüche inzwischen über 11 Monate hinweg an jedem Tier registrieren. Bei den insgesamt 470 beobachteten Sekretionen waren sowohl die ♂♂ wie auch die ♀♀ beteiligt. Alle Tiere haben im Verlaufe der Beobachtungsperiode schwach bis sehr stark geschwitzt. Die Sekretion ließ sich bereits nach 24 Stunden in vollem Umfang wiederholen. Ein Zusammenhang mit einer bestimmten Jahreszeit ist bislang nicht erkennbar. Es fällt auf, daß die Sekretion jedesmal in Verbindung mit Fluchtversuchen, lautem

Kreischen, Beißen und mit einem Anstieg der Körpertemperatur sowie der Herzfrequenz einhergeht. Der Schweißausbruch kann innerhalb weniger Sekunden erfolgen. Das abgeschiedene Sekret ist wäßrig. Die geringen Mengen des Sekretes weisen darauf hin, daß der Schweiß nicht zu einer erheblichen Kühlung des Körpers ausreichen würde. Die Versuche zeigen vielmehr, daß es sich um „emotionales Schwitzen" handelt, um Schwitzen unter Streßbedingungen (z. B. Furcht, Wut). Möglicherweise steht die Schweißsekretion im Zusammenhang mit dem allgemeinen Kampf- und Fluchtverhalten und mit einer sympathischen Stimulation des ganzen Organismus. Man könnte die Reaktion auch als „Angst- oder Wutschwitzen" bezeichnen, das sich damit bis zu der Ordnung Chiroptera hin verfolgen läßt. Nur in wenigen Fällen konnte das Schwitzen (ohne die Handhabung der Tiere) nach vorausgehenden Auseinandersetzungen unter den Artgenossen beobachtet werden. Nach Jenkinson (1973) haben Schweißdrüsen vielfältige Funktionen, die überwiegend dem Schutz der Tiere dienen; ihre Aufgaben reichen von einer besseren Flächenhaftung bis zur allgemeinen Sensibilisierung; nur in wenigen Tiergruppen dienen sie allein der Temperaturregulation.

Danksagung

Herzlichen Dank sagen wir Dr. Harry Hoogstraal (Head, Medical Zoology Department, U.S. Naval Medical Research Unit No. 3, Cairo). Durch seine Hilfe wurde diese Untersuchung ermöglicht. Für die großzügige Unterstützung bedanken wir uns bei Dr. A. M. Moussa (Director of Antiquities, Giza Pyramids).

Zusammenfassung

Die Haut in der Gesichtsregion von *Rhinopoma hardwickei* ist dicht mit Talgdrüsen und apokrinen Schweißdrüsen besetzt. Erstere liegen als Schicht direkt unter der Epidermis. Sie bestehen aus mehreren Drüsenläppchen und stehen in der Regel mit einem Haar in Verbindung. Bis zum Ausfließen durch den Haarkanal wird das Sekret in einem Hohlraum gespeichert. Es gibt aber auch Talgdrüsen, die direkt an der Hautoberfläche münden. Die Schweißdrüsen ragen 3- bis 4mal so tief in das Unterhautbindegewebe wie die Talgdrüsen. Sie lassen drei Abschnitte erkennen: den Ausführgang, einen sekretspeichernden und einen sezernierenden Teil. Die Tubuli verlaufen entweder mäander- oder knäuelartig. Sie münden meist direkt neben einem Haarkanal, der bereits Verbindung zu einer Talgdrüse hat. Talg- und Schweißdrüsen können auch gemeinsam in einen Haarkanal einmünden, so daß eine Mischung von Schweiß und Sebum möglich ist. Das Stratum corneum dringt tief in den Ausführgang der Schweißdrüsen ein. Der sekretspeichernde Abschnitt besteht aus kubischem, der sezernierende Teil aus hochprismatischem Epithel. Beide sind von Myoepithelzellen umgeben. Die Schweißsekretion wird wahrscheinlich durch „emotionale" Reize (z. B. Angst, Wut) ausgelöst und ist möglicherweise eine Teilreaktion des Kampf- und Fluchtverhaltens.

Literatur

Cortese, T. A.; Nicoll, P. A. (1970): In vivo observations of skin appendages in the bat wing. J. Invest. Derm. **54,** 1–10.

Dalquest, W. W.; Werner, H. J. (1954): Histological aspects of the faces of North American bats. J. Mammalogy **35,** 147–160.

Gaisler, J.; Madkour, G.; Pelikan, J. (1972): On the bats (Chiroptera) of Egypt. Acta Sc. Nat. Brno. **6,** 1–40.

Jenkinson, D. Mc. (1973): Comparative physiology of sweating. Brit. J. Derm. **88,** 397–406.

Kulzer, E.; Helmy, I.; Necker, G. (1984): Über eine Fledermaus die „schwitzt". Untersuchungen an der ägyptischen Mausschwanzfledermaus *Rhinopoma hardwickei.* 58. Hauptvers. Dt. Ges. Säugetierkunde (Kurzfassungen) p. 33.

Madkour, G. A. (1961): The structure of the facial area in the mousetailed bat, *Rhinopoma hardwickei cystops,* Thomas. Bull. Zool. Soc. Egypt **16,** 50–54.

Montagna, W. (1962): The structure and function of skin. New York und London: Academic Press.

— (1971): Cutaneous comparative biology. Arch. Derm. **104,** 577–591.

Quay, W. B. (1970): Integument and derivates. In: Biology of bats; Vol. II. Ed. by W. A. Wimsatt. New York: Academic Press.

Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere mit besonderer Berücksichtigung ihres histologischen Aufbaues und Bemerkungen über die Proktodäaldrüsen. München: Urban und Schwarzenberg.

Schiefferdecker, P. (1922): Die Hautdrüsen des Menschen und der Säugetiere, ihre biologische und rassenanatomische Bedeutung sowie die Muscularis sexualis. Zoologica **27,** 1–154.

Sisk, M. O. (1957): A study of the sudoriparous glands of the little brown bat, *Myotis lucifugus*. J. Morph. **101**, 425–455.
Waada, M.; Takagaki, T. (1948): A simple and accurate method for detecting the secretion of sweat. Tohoku J. Exptl. Med. **49**, 284.
Weiner, J. S.; Hellmann, K. (1960): The sweat glands. Biol. Rev. **35**, 141–186.

Anschriften der Verfasser: Prof. Dr. E. Kulzer und Gundula Necker, Institut für Biologie III, Abt. Physiologische Ökologie; Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen; I. Helmy, Field Research Supervisor, Department of Medical Zoology, U.S. Naval Medical Research Unit No. 3, Cairo, Egypt

Daten zur Fortpflanzung und Populationsstruktur der myomorphen Nager eines afrikanischen Tieflandregenwaldes (Ost-Zaire)

Von F. Dieterlen

Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Eingang des Ms. 27. 11. 1984

Abstract

Data on reproduction and population structure in myomorph rodents of an African lowland rain forest (Eastern Zaire)

Investigated the annual course of breeding of 13 species of myomorph rodents living in a Central African lowland forest. Data on 1145 adult females were available. Course of breeding is represented in males by size of testes, in females by percentage of pregnant or other active individuals. Litter size, resorption rate, population density, age groups, sex proportion and their seasonal fluctuations were also studied. Breeding shows an annual periodicity which can be proved in most factors mentioned above. In most species the annual course is similar, but intensity and length of reproductive activity are different and related to specific litter size.

Einleitung

Über die Fortpflanzungsbiologie der Nager des tropischen Afrika war bis in die Sechziger Jahre fast nichts bekannt, wie aus den Zusammenstellungen von Delany (1972) und Dieterlen (1967a) hervorgeht. Die ersten Schwerpunkte lagen gebietsmäßig in Ostafrika und im Bereich des zentralafrikanischen Grabens und betrafen zunächst Feuchtsavannen.

In der Zwischenzeit ist die Zahl der Untersuchungen beträchtlich gestiegen und hat sich auf trockenere Gebiete und besonders auch auf Regenwälder ausgedehnt. Für letztere sind speziell zu nennen die Arbeiten von: Dubost (1968) für Gabun, Cross (1977) für Sierra Leone, Happold (1974, 1977, 1978) für Nigeria, Delany (1971) für Uganda, Rahm (1970, 1972) und Dieterlen (1967b, 1976) für Zaire. Allerdings fehlen immer noch langfristige Untersuchungen, in denen zugleich ein großes Material von möglichst vielen Arten berücksichtigt wird. Meine Mitteilung von 1967 (b) sollte der Vorläufer eines solchen umfangreichen Unternehmens sein. Dieses ließ sich jedoch erst 1971–1974 verwirklichen. Es betraf die zwei wichtigsten Regenwaldbiome: den äquatorialen Montanwald oberhalb 1900 m und den Tieflandsregenwald unterhalb von 1000 m Meereshöhe. Die Ergebnisse aus dem letzteren sollen zunächst in zwei Publikationen abgehandelt werden: in der hier vorliegenden und einer folgenden, auf die Umwelt bezogenen.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5002-0068 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 68–88

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Das Untersuchungsgebiet

Die Untersuchungen wurden im 10-km-Umkreis der Urwaldstation Irangi durchgeführt, einer Außenstelle des ehemaligen IRSAC Lwiro/Bukavu in der Kivuprovinz in Ost-Zaire. Koordinaten: 01°54′ S/28°27′ E. Die Station liegt am km 110 der Straße Bukavu–Kisangani. Obgleich der 2000–3300 m hohe Rand des zentralafrikanischen Grabens nur etwa 50 km östlich von Irangi liegt, ist das Gebiet klimatisch und biogeographisch schon eindeutig dem von Tieflandsregenwald ausgefüllten Kongobecken zuzuordnen. Dieser beginnt etwa 20 km östlich bei 1200 m, die Station liegt noch 850 m hoch.

Der den Regenwaldtyp Gilbertiodendretalia bestimmende Baum ist der bis 40 m hoch werdende *Gilbertiodendron dewevrei* (Caesalpiniaceae). Die meisten Gebiete tragen Primärwald. Entlang von Flüssen, Straßen und Wegen breitet sich auf ehemals kultivierten Flächen Sekundärwald aus. Anbauflächen tragen vor allem Bananen, Maniok, Ölpalmen, Trockenreis u. a. Sie grenzen an dichte Sekundärvegetation oder direkt an Primärwald. Das Klima ist für das Kongobecken typisch feuchtwarm, jedoch – bedingt durch die Nähe des Gebirges – als relativ kühl und als besonders feucht zu bezeichnen. In der Bodenzone des Primärwaldes liegt das Temperaturmittel der täglichen Minima bei 18,8 °C, das der Maxima bei 23,2 °C, das Jahresmittel etwa bei 21 °C. Die Luftfeuchtigkeit schwankt im Tagesverlauf im Mittel zwischen etwa 80 % und 91 %. Das Jahresmittel liegt bei ca. 90 %. Der Jahresniederschlag ist mit 2646 mm sehr hoch, ebenso die Zahl der Regentage: 243. Neun Monate lang, von September bis Mai fallen monatlich 200–330 mm Niederschlag. Lediglich die Zeit von Juni bis August kann bei monatlichen Niederschlägen zwischen 115–155 mm bzw. 13–16 Regentagen als relativ trocken bezeichnet werden (Dieterlen 1978).

Die myomorphen Nager

Von den im Untersuchungsgebiet nachgewiesenen rund 30 Nagetierarten gehören die folgenden 18 den Myomorpha an:

Muscardinidae: *Graphiurus murinus.*

Cricetidae: *Cricetomys emini, Dendromus messorius, Deomys ferrugineus.*

Muridae: *Colomys goslingi, Hybomys lunaris, Hylomyscus alleni, Lemniscomys striatus, Lophuromys flavopunctatus, L. luteogaster, Malacomys longipes, M. verschureni, Mus minutoides, Oenomys hypoxanthus, Praomys jacksoni, Rattus rattus, Stochomys longicaudatus, Thamnomys rutilans.*

Die in dieser Arbeit behandelten 13 Arten seien nachfolgend kurz charakterisiert (vgl. Rahm 1966, 1967; Dieterlen 1967c, 1976).

Colomys goslingi: Bewohnt nur Regenwälder des tropischen Afrika und dort nur die Umgebung von Fließgewässern. Nahrungsspezialist für vorwiegend Wasserinsekten. Nachtaktiv, selten.

Deomys ferrugineus: Reiner Regenwaldbewohner. Überwiegend insektivor-carnivor. Nachtaktiv. Gilt als selten, bei Irangi häufig.

Hybomys lunaris: Besiedelt Regenwälder, Sekundärbestände und kultivierte Flächen im Bereich der Waldblöcke des tropischen Afrika, Bodenlebend, omnivor, speziell frugivor. Überwiegend tagaktiv, sehr häufig.

Hylomyscus alleni: Gleiche Biotoppräferenz wie *Hybomys.* Boden- und baumlebend. Omnivor, vorwiegend frugivor. Nachtaktiv. Häufig.

Lemniscomys striatus: Vorwiegend Savannenbewohner, der nur entlang von Straßen und Flüssen in die offenen Anbauflächen des Großraums Regenwald eindringt. Bodenlebend. Überwiegend pflanzliche Ernährung. Tagaktiv, stellenweise häufig.

Lophuromys flavopunctatus: Bewohner von Feuchtsavannen, Sümpfen, offenen Wäldern und kultivierten Flächen, aber auch im primären Regenwald lebend. Ernährung gemischt insektivor-plantivor. Bodenlebend. Tag- und nachtaktiv. Stellenweise häufig.

Lophuromys luteogaster: Auf den östlichen Regenwaldblock beschränkt. Primärwaldbewohner. Überwiegend insektivor. Bodenlebend. Nachtaktiv, selten.

Malacomys longipes: Reiner Regenwaldbewohner, relativ häufig. Ernährung frugivor-carnivor. Bodenlebend. Nachtaktiv.

Mus minutoides: Sehr kleine Art, die als Savannenbewohner im Großraum Regenwald nur auf offenen Anbauflächen zu finden ist. Bodenlebend, überwiegend pflanzliche Ernährung. Meist nachtaktiv. Stellenweise häufig.

Oenomys hypoxanthus: Bewohnt Feuchtsavannen, Sümpfe und Waldrandgebiete der Regenwaldblöcke. Herbi-, foli- und frugivor. Meist kletternd in Sekundärvegetation. Tag- und nachtaktiv. Stellenweise häufig.

Praomys jacksoni: Bewohnt besonders in Zentralafrika Regenwälder aller Art, Sekundärbestände und Feuchtsavannen in Waldnähe. Omnivor, vorwiegend frugivor. Bodenlebend und kletternd, besonders in den unteren Waldschichten. Nachtaktiv. Sehr häufig.

Stochomys longicaudatus: Bevorzugt sekundäre Bestände und Kulturflächen am Rand der Regenwälder, doch auch in deren Innern. Omnivor, vorwiegend pflanzenfressend. Meist nachtaktiv. Nur stellenweise mäßig häufig, sonst seltener.

Thamnomys rutilans: In Regenwäldern und Sekundärvegetation. Kletternde Art, die selten zum Boden kommt. Wahrscheinlich rein folivor. Nachtaktiv. Nicht häufig.

Material und Methode

Im Rahmen der Erfassung sämtlicher Arten myomorpher Nager des Kivugebietes und deren ökobiologischen Daten führte ich von 1963–1965 gelegentlich, 1966–1967 in zweimonatigem Abstand regelmäßige Sammelaufenthalte von jeweils etwa zwei Wochen in Irangi durch. Von Juni 1971 bis Novemer 1973, d. h. über 30 Monate hinweg, waren drei zairische Präparatoren des IRSAC ständig an der Station mit Sammeln von Material beschäfigt. Dabei wurde genau Buch geführt und jeder Fang gemessen, gewogen und präpariert oder im Alkohol konserviert, wo auch die etikettierten Kerne aufgehoben wurden.

Bei fünf mehrwöchigen Aufenthalten an der Station zwischen 1971 und 1974 führte ich die Artbestimmungen durch und prüfte das Alkoholmaterial auf den Fortpflanzungszustand. Die Ergebnisse gehen daher auf die Untersuchungen einer Person, der des Autors, zurück. Der größte Teil des Materials befindet sich im Naturkundemuseum Stuttgart. Die Fänge wurden mit Rattenschlagfallen durchgeführt, die zumeist mit Erdnüssen geködert waren. Die Aufstellung erfolgte in Linien, bei Fallenabständen von etwa 3 m. Die Gesamtzahl betrug jeweils zwischen 100 und 300 Fallen, die Dauer einer Fangperiode jeweils fünf Tage. Die Kontrolle erfolgte zweimal täglich. In der Zeit von 1971–1973 wurde in regelmäßigem Turnus in 24 bzw. 36 Fangbiotopen gesammelt. Etwa 60 % der Fänge stammen aus Primärwald, der Rest aus Sekundärwald und Anbauflächen. Von 1963–1973 wurden insgesamt etwa 3600 Fänge myomorpher Nager aus 18 Arten gemacht, wovon 13 Arten in dieser Untersuchung berücksichtigt sind.

Bestimmungsmethoden der Fortpflanzungsaktivität: Bei den männlichen Tieren wurde die größte Länge der Testikel ohne Epididymis gemessen, um Anhaltspunkte für die Geschlechtsreife zu bekommen und zu der Frage, ob die Hodengröße jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt. Spermauntersuchungen wurden nicht gemacht. Das Kriterium der Geschlechtsreifebestimmung war der Descensus testis, ferner eine bestimmte größte Hodenlänge, die von der überwiegenden Mehrzahl der erwachsenen Männchen der oberen Gewichtsklassen nicht unterschritten wurde, besonders nicht in Zeiten starker Fortpflanzungsaktivität. So können z. B. für *Hybomys lunaris* Hodenlängen über 13 mm und die Gewichtsklasse ab 45–49 g als Maße geschlechtsreifer Tiere angesehen werden. Da dies nur ungefähre Werte sind und eine feste Grenze nicht zu ziehen ist, sei betont. Wie wir noch sehen werden, bleiben die Hoden der Männchen der meisten Arten auch in Zeiten relativer Fortpflanzungsruhe groß und (damit) aktiv.

Weibliche Tiere: Bei allen nicht eindeutig juvenilen Tieren wurde der Zustand des Uterus notiert und – bei Trächtigkeit – die Zahl, Verteilung, Größe und Zustand der Embryonen. Auch der Zustand der Zitzen – säugend oder nicht – wurde vermerkt. Voraussetzung für sämtliche Berechnungen der Fortpflanzungsaktivität der Weibchen, war die genaue Festlegung der Merkmale, durch die ein Tier als geschlechtsreif zu bezeichnen ist. Als Kriterien dienten ein (stark) durchbluteter, weitlumiger Uterus oder sichtbare Trächtigkeit in Verbindung mit dem dafür wichtigsten Körpermaß, dem Gewicht.

Die Ergebnisse, die meistens an Dutzenden von Weibchen einer Art aus den kritischen Gewichtsklassen und mit den entsprechenden Uterusmerkmalen gewonnen wurden, zeigten dann klar, bei welchem Gewicht bzw. Gewichtsspanne ein Weibchen als geschlechtsreif oder nicht geschlechtsreif zu

bezeichnen war (vgl. DIETERLEN 1967a). DELANY (1971) hat mit nahezu gleichen Kriterien ganz ähnliche Ergebnisse erzielt. Verschiedene Bearbeiter von Fortpflanzungsthemen bei Kleinsäugern sind auf diesen wichtigen Umstand nicht eingegangen und haben ohne Angaben von Kriterien zwischen fortpflanzungsaktiv und dem gegenteiligen Zustand unterschieden. Daß dadurch erhebliche Fehlerquellen entstehen, liegt auf der Hand.

Unterhalb eines bestimmten artspezifischen Gewichtes hatten alle Weibchen dünne, nicht durchblutete Uteri. Jenseits dieser Marke traten dann alle Stadien geschlechtsreifer Weibchen auf: kräftig durchbluteter Uterus ohne Embryonen, trächtiger Zustand, Uterus mit „Narben" vorangegangener Würfe, Resorptionen usw. Als fortpflanzungsaktiv wertete ich alle trächtigen Tiere, d. h. solche mit makroskopisch sichtbaren Embryonen, ferner solche mit Resorptionen und eindeutig säugende Tiere. Des weiteren wurden Weibchen mit spermagefüllten Uteri und solche mit gelblichen Punkten – möglichen Frühstadien einer Trächtigkeit – im Uterus als fortpflanzungsaktiv bezeichnet.[1]

Adulte Weibchen mit durchblutetem Uterus, oder Plazentanarben tragende Uteri ohne sichtbare Trächtigkeit, wurden als nichtfortpflanzungsaktiv eingestuft. Weitere Fragen zu diesem Themenkreis bei DIETERLEN (1967a).

Ergebnisse

Untersuchungen zur Fortpflanzungsaktivität und deren periodische Schwankungen.

Es wurde versucht, den jahreszeitlichen Verlauf bei beiden Geschlechtern und den Jahresdurchschnitt zu ermitteln; ferner Wurfgröße, Resorptionen, Wurffolge, Populationsdichte, Altersgruppen und Sexualproportion. Die Fortpflanzungsaktivität der Weibchen wird teilweise in Kurven dargestellt, die sich aus den Schwankungen der monatlichen Prozentzahlen ergeben. Ihr Verlauf ist zugleich Maßstab für die Wurffolgendichte, wie für den Anteil nicht fortpflanzungsaktiver Weibchen. Ein Ansteigen der Kurve kann erstens bedeuten, daß die Pausen zwischen zwei Würfen bei vielen Weibchen kürzer werden und/oder zweitens, daß Weibchen einer neuen Generation herangewachsen sind, die unter günstigen Bedingungen erstmals fortpflanzungsaktiv werden, was bei hoher Beteiligung ein steiles Ansteigen zur Folge hat. Bei größeren Wurfpausen wird auch die Fortpflanzungskurve flacher. Es wurden 1145 adulte Weibchen aus 13 Arten untersucht. Es sind dies in der Reihenfolge der Häufigkeit:

297 *Hybomys lunaris*
252 *Praomys jacksoni*
141 *Malacomys longipes*
132 *Hylomyscus alleni*
98 *Lophuromys flavopunctatus*
93 *Deomys ferrugineus*
70 *Stochomys longicaudatus*
27 *Oenomys hypoxanthus*
11 *Lophuromys luteogaster*
10 *Mus minutoides*
7 *Lemniscomys striatus*
5 *Colomys goslingi*
2 *Thamnomys rutilans*

Hybomys lunaris

Bei 114 Männchen wurden Hodengrößen und Gewichtsklassen verglichen (Tab. 1). Die Geschlechtsreife tritt frühestens bei Hodenlängen ab 10–12 mm und ab 40–44 g Körpergewicht ein. Ab 50 g werden Hodenlängen unter 13 mm deutlich weniger, die Mehrzahl davon stammt aus Monaten mit stark nachlassender oder schwankender Fortpflanzungsaktivität (vgl. Abb. 3). Es handelt sich wohl überwiegend um Männchen, deren Geschlechtsreifung durch schlechte Umweltbedingungen gedrosselt wird. Die Grenzwerte bei Erreichen der Geschlechtsreife waren etwa 45 g Körpergewicht und mehr als 13 mm Hodenlänge.

[1] Da dieses Stadium relativ selten anzutreffen ist, aber als einzig mögliches den bei RAHM (1970) so häufig auftretenden „oeufs fécondés" entsprechen könnte, vermute ich, daß RAHM bzw. seinen zairischen Helfern eine (zeitweilige) Verwechslung mit Uterusnarben unterlaufen sein könnte. Nur so erklärt sich der hohe Anteil sog. „oeufs fécondés". DELANY und HAPPOLD (1979), die diese Arbeit in ihrem Buch ausführlich zitieren, haben die vermeintlichen „befruchteten Eier" im Uterus mißverstanden und als „developping follicles in the ovaries" interpretiert (!).

Tabelle 1

Beziehungen zwischen größtem Hodendurchmesser (in mm) und Körpergewicht (in g) bei *Hybomys lunaris*

n = 114, Zeitraum Juni 1971 bis Oktober 1972

mm/g	30–34	35–39	40–44	45–49	50–54	55–59	60–64	> 65
5– 8	1	2	1			1		
9–10			1	4	5			1
11–12	1		2	1	2	2		1
13–15			3	2	14	5	5	3
16–18			2		10	6	5	2
19–22			2		11	7	7	5

Auch bei den Weibchen trat erste Trächtigkeit bei Tieren um 45 g auf. Aus Tab. 2 und Abb. 1 ist der jahreszeitliche Fortpflanzungsverlauf zu ersehen. Das erste absolute Maximum liegt im Februar, von wo ein steiler Abfall zum Jahrestiefpunkt im Juni erfolgt. Auch der Wiederanstieg ist relativ steil und erreicht im September ein hohes Niveau, das unter Schwankungen bis etwa März anhält. Von April bis August ist die Fortpflanzung stark gedrosselt. Die Werte innerhalb des gleichen Monats verschiedener Jahre waren im Juli am unterschiedlichsten, bezeichnenderweise in der Zeit der Tendenzwende. Die 48 % für den Gesamt-Juli errechnen sich aus zwei sehr tiefen Werten (15 % und 17 %) in Jahren mit Tiefpunkten im Juli/August und zwei sehr hohen (87 %) und 75 %) aus Jahren mit starkem Wiederanstieg schon im Juli. Der Jahresdurchschnitt von 66 % entspricht genau dem Mittelwert aller Arten.

Bei 126 Weibchen konnte die pränatale Wurfgröße mit 2,24 Jungen ermittelt werden. 12mal wurde ein Embryo festgestellt, 81mal zwei, 25mal drei, 7mal vier und nur 1mal fünf Embryonen. Die Verteilung auf linkes und rechtes Uterushorn war mit 143 : 146 fast genau hälftig. Nach Dubost (1968) hat *Hybomys* im Regenwald von Gabun 2,5 Junge pro Wurf (n = 38) und ebenfalls eine Spanne von eins bis fünf Embryonen.

Auch die Wurfgröße (n = 120) unterliegt jahreszeitlichen Schwankungen und ist mit der Kurve des Fortpflanzungsverlaufs gut zu korrelieren, d. h. in Zeiten mit hoher Aktivität liegen die Werte weit über dem Jahresmittel. So von Januar bis März bei 3,18 (3,14; 3,14; 3,25), in den Monaten geringerer Fortpflanzungsaktivität weit darunter: April bis August: 1,97 (192; 2,0; 2,0; 1,94; 2,0) und im letzten Jahresdrittel im Mittel bei 2,31 (1,93; 2,46; 2,71; 2,16). Die Befunde sind gut zu interpretieren. Überdurchschnittliche Wurfgrößen sind erfahrungsgemäß zu erwarten, wenn die Jahreszeit günstig ist und/oder ein hoher Prozentsatz der Weibchen schon mehr als einen Wurf gebracht hat; Erstwürfe sind ja kleiner als spätere Würfe. Dies ist von Januar bis März der Fall. Ab April verschlechtern sich die Bedingungen, was sich auf die Wurfgröße älterer Weibchen auswirkt, ferner bringen junge Weibchen ihren Erstwurf. Der niedrige Septemberwert ist wohl relativ vielen Erstwürfen zuzuschreiben, da der Anteil jüngerer Weibchen beim Populationsschwund der letzten Monate relativ gestiegen sein dürfte. Der Anstieg auf überdurchschnittliche Werte im Oktober und November ist aus den oben genannten Gründen gut erklärbar, nicht aber das starke Zwischentief im Dezember, das zum Zwischentief der Fortpflanzung im Januar Beziehung zu haben scheint. Offenbar legen die älteren Weibchen, nach 2–3 Würfen seit September, jetzt vermehrt Wurfpausen ein, während im September/Oktober geborene Weibchen jetzt in größerer Zahl ihren relativ kleinen Erstwurf bringen (vgl. Dieterlen, 1967a).

Von den 133 trächtigen Weibchen trugen 12 (9 %) Resorptionen, die den ganzen Wurf oder Teile davon betrafen. Allein fünf dieser Fälle lagen in den ungünstigen Monaten März und April, drei im Juli/August.

Tabelle 2

Jährlicher Fortpflanzungsverlauf bei den Weibchen der acht häufigsten myomorphen Arten des Untersuchungsgebietes

n : Gesamtzahl der gesammelten adulten Weibchen

		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Gesamtzahl Jahresmittel
Hybomys lun.	n	11	7	7	36	9	54	45	31	22	35	33	7	297
	M	3	2	2	3	2	5	4	4	3	4	3	2	
	f. akt.	58 %	100 %	75 %	62 %	50 %	21 %	48 %	43 %	80 %	74 %	79 %	100 %	66 %
Praomys jack.	n	15	4	1	18	6	59	21	37	27	30	29	5	252
	M	3	1	1	3	2	6	4	3	4	4	4	2	
	f. akt.	92 %	50 %	(100 %)	67 %	50 %	30 %	75 %	32 %	70 %	73 %	63 %	75 %	64 %
Malacomys longip.	n	4	10	7	5	1	18	21	19	15	31	6	4	141
	M	1	2	2	2	1	4	4	4	2	4	3	1	
	f. akt.	100 %	93 %	50 %	73 %	(0 %)	46 %	33 %	0 %	50 %	48 %	33 %	75 %	50 %
Hylomyscus all.	n	2	2	6	19	3	24	11	11	20	21	10	3	132
	M	2	1	2	4	2	4	4	4	3	3	3	1	
	f. akt.	100 %	100 %	80 %	63 %	50 %	8 %	25 %	22 %	65 %	19 %	67 %	100 %	57 %
Lophuromys flav.	n	–	5	4	11	2	5	11	17	12	8	20	3	98
	M	–	2	2	3	1	4	3	4	3	3	3	1	
	f. akt.	–	87 %	84 %	45 %	100 %	100 %	100 %	89 %	89 %	93 %	70 %	100 %	87 %
Deomys ferrug.	n	10	3	2	10	3	27	3	6	5	15	6	3	93
	M	3	2	1	3	2	5	1	3	2	4	3	2	
	f. akt.	100 %	100 %	100 %	100 %	100 %	70 %	100 %	92 %	88 %	100 %	89 %	100 %	95 %
Stochomys long.	n	4	2	4	4	1	7	8	12	3	7	17	1	70
	M	3	1	2	2	1	4	4	4	3	3	4	1	
	f. akt.	50 %	100 %	100 %	100 %	(100 %)	54 %	97 %	60 %	100 %	89 %	70 %	(0 %)	77 %
Oenomys hypox.	n	–	3	1	5	1	1	2	2	6	–	4	2	27
	M	–	1	1	1	1	1	2	2	2	–	2	2	
	f. akt.	–	100 %	(100 %)	100 %	(100 %)	(100 %)	0 %	50 %	67 %	–	50 %	100 %	77 %

f. akt. = Anteil der fortpflanzungsaktiven Weibchen in Prozent. Zahlen in Klammern bedeuten Unsicherheit wegen geringen Materials. M = Häufigkeit des gleichen Beobachtungsmonats zwischen 1963 und 1973.

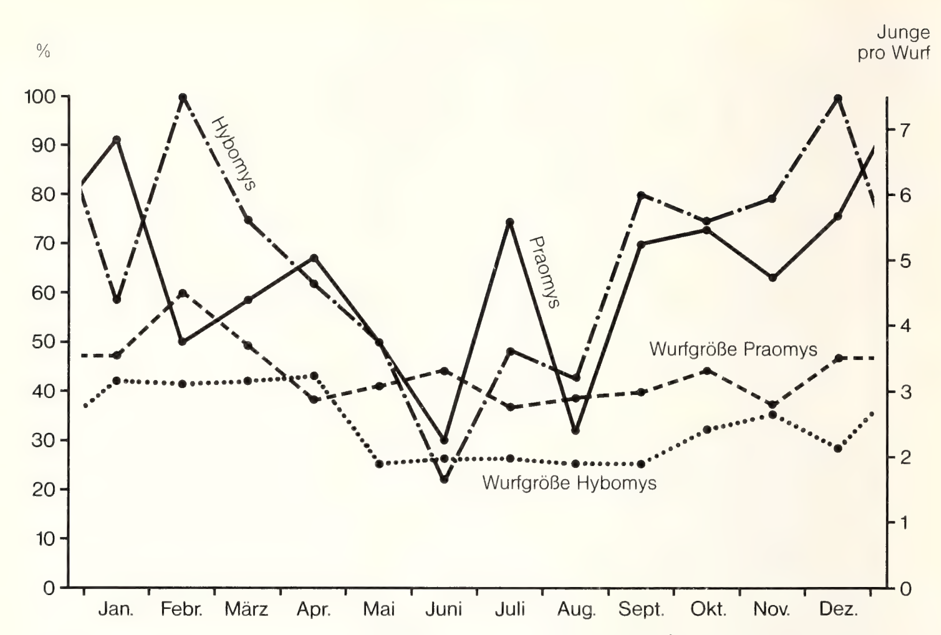


Abb. 1. Jahreszeitlicher Verlauf des prozentualen Anteils fortpflanzungsaktiver Weibchen von *Hybomys lunaris* und *Praomys jacksoni* (obere Kurven) und Schwankungen der Wurfgröße bei den gleichen Arten (untere Kurven)

Die Sexualproportion zeigt ein leichtes Überwiegen der Männchen an: 53,4 % ♂♂: 46,6 % ♀♀ (n = 882). Auch sie unterliegt jahreszeitlichen Schwankungen, die aber schwer zu interpretieren sind.

Praomys jacksoni

Hodengröße und Gewichtsklasse wurden bei 102 Männchen verglichen (Tab. 3). Descensus und auffallend vergrößerte Hoden mit 10–12 mm und mehr wurden bei Tieren ab 30 g festgestellt, weshalb dieser Wert als Marke für Adultwerden und Geschlechtsreife festgesetzt wurde. Das Hodenwachstum nimmt weiter zu und bei älteren Adulten von 40–50 g liegt die Durchschnittslänge bei 18 mm, der Höchstwert bei über 22 mm.

In der fortpflanzungsarmen Zeit kann sich die Geschlechtsreife (bei relativ hohem Körpergewicht) offenbar verschieben. Fast alle 30–44 g schweren Tiere mit Hoden von nur

Tabelle 3

Beziehungen zwischen größtem Hodendurchmesser (in mm) und Körpergewicht (in g) bei *Praomys jacksoni*

n = 102, Zeitraum Juni 1971 bis Oktober 1972

mm/g	20–24	25–29	30–34	35–39	40–44	45–49	50–54	55–59
3– 5		1						
5– 7					1			
8–10	1		8	2	3			
11–13		1	6	1	2	1	1	
14–16	1	1	8	7	9	2	4	3
17–18			1	2	12	5	4	1
19–20			1	1	8	3		
21–25							1	

5–10 mm stammten aus den Monaten April bis Juni, wie der Vergleich von Hodengrößen und Jahreszeit (Tab. 4) zeigt. Männchen, die größenmäßig geschlechtsreif sein müßten, aber Hodenlängen unter 10 mm haben, finden sich gehäuft in dieser Zeit. Auch zwischen August und Oktober sind gehäuft Tiere von Hodenlängen mit weniger als 15 mm nachzuweisen. Die letzte senkrechte Spalte in Tab. 4 zeigt, daß der Prozentsatz der adulten Männchen mit normalen Hodenlängen in den übrigen Monaten bei 100 % liegt.

Tabelle 4

Männchen von *Praomys jacksoni* über 30 g. Beziehungen zwischen größtem Hodendurchmesser (in mm) und den Monaten des Jahres

n = 118. Zeitraum Juni 1971 bis Oktober 1972. Letzte Spalte: monatlicher Anteil der Männchen mit Hodenlängen von 15 mm und mehr

Monat/g	3–5	6–7	8–10	12	15	18	20	%
Januar					1			100
Februar					1		2	100
März						2	1	100
April		1			2		1	75
Mai	1		2		4	2	1	70
Juni		1	7		15	2		68
Juli				1	3	1		100
August				3	8	6	4	100
September		1	2		7	4	1	80
Oktober			1	7	5	7	3	95
November					1	8		100
Dezember	–	–	–	–	–	–	–	–

Der Fortpflanzungsverlauf der Weibchen (Abb. 1) zeigt im Vergleich zu *Hybomys* große Ausschläge, z. B. nur 50 % im Februar und ein Wiederanstieg zum März. Der Abfall zum Junitief von 30 % verläuft der Gesamtkurve entsprechend, jedoch werden schon im Juli 75 % erreicht (Juliwerte: 50 %, 67 %, 82 %, 100 %), gefolgt vom steilen Abstieg zum August auf 32 % (20 %, 22 %, 53 %). Der Wiederanstieg zum Oktober auf 73 % und weiter zum Dezember (mit Absenkung im November) verläuft ähnlich wie bei *Hybomys*. Der Jahresdurchschnitt liegt bei 64 % und damit nahe dem Mittelwert aller Arten.

Die pränatale Wurfgröße, ermittelt an 99 Weibchen, liegt bei 3,19. Die Embryonenzahl pro Wurf verteilt sich folgendermaßen: 1mal ein, 17mal zwei, 49mal drei, 26mal vier und 6mal fünf Embryonen. Bei der intrauterinen Verteilung war das rechte Uterushorn mit 54 % leicht bevorzugt (n = 317 Embryonen).

Die Wurfgröße schwankt jahreszeitlich (n = 91) und ist im großen und ganzen mit der Fortpflanzungskurve positiv korreliert. Von den gesicherten Werten liegen die höchsten im Dezember und Januar (3,66 und 3,57). Zwischen April und August liegt das Mittel bei 2,96 und von September bis Oktober bei 3,14. Im wesentlichen gilt hier, was schon bei *Hybomys* festgestellt wurde. Eine interessante Abweichung mit einem Wurfmittel von 3,36 bringt der Juni (= 11), während der April mit 2,87 (n = 8), der Juli mit 2,75 (n = 8) und August mit 2,88 (n = 9) bedeutend niedrigere Werte haben. Daß dieses Junihoch der Wurfgröße in irgendeiner Beziehung zum so ungewöhnlichen Julihoch der Fortpflanzungsaktivität steht (vgl. *Hybomys*: Dezember/Januar) ist immerhin möglich.

Von 113 trächtigen *Praomys* zeigten 16 (14 %) Teil- oder Totalresorptionen. 13 davon konzentrierten sich um die vier Monate Juli bis Oktober.

Die Sexualproportion zeigt ein Überwiegen der Männchen an: 56 % (n = 787). Jahreszeitliche Schwankungen sind auch hier nachzuweisen, jedoch schwer zu deuten.

Malacomys longipes

Der gegen *Praomys jacksoni* über doppelt so schwere und bedeutend größere *Malacomys longipes,* hat ungefähr gleich große Hoden. Der Descensus testiculorum findet im Mittel bei Männchen um 90 g Körpergewicht statt. Die Hoden sind dann mindestens 10 mm lang. Bei Adulten liegt die Hodenlänge im Mittel bei 15 mm.

Die jahreszeitlichen Schwankungen sind bei *Malacomys* noch viel ausgeprägter als bei *Praomys.* In den fortpflanzungsarmen Monaten Juli/August mit einer Fortpflanzungsaktivität der Weibchen von nur 16 %, hatten adulte Männchen (n = 11) von über 90 g Gewicht, mittlere Hodengrößen von nur 15 mm. Die Monate Dezember bis Februar mit etwa 90 % fortpflanzungsaktiven Weibchen zeigen dagegen Männchen mit sehr großen Hoden: im Mittel mit 22,5 mm (n = 4). Die insgesamt ausgeprägte, von 0 bis 100 % gehende Periodik der Weibchen, ist also teilweise auch bei den Männchen festzustellen.

Der Fortpflanzungsverlauf der Weibchen (Tab. 2) zeigt auch bei dieser Art starke, vom Gesamtverlauf der übrigen Arten abweichende Ausschläge, besonders zur negativen Seite. Das Jahresmittel liegt bei nur 50 % gegenüber den 66 % aller Arten. Besonders hohe Fortpflanzungsaktivitäten ist nur zwischen Dezember und Februar zu verzeichnen. Da das Tief im Mai nicht gesichert ist, könnte es sein, daß der Abfall zum Jahresminimum kontinuierlich erfolgt. Dieses ist im August bei 0 % erreicht: 19 nichtträchtige adulte Weibchen wurden im August von vier verschiedenen Jahren gesammelt. Der stark schwankende Verlauf vom August zum Jahreshochpunkt im Januar erreicht erst im Dezember hohes Niveau.

Die pränatale Wurfgröße von 41 Weibchen beträgt 3,00. Die Embryonenzahlen pro Wurf verteilen sich: 2mal ein, 13mal zwei, 11mal drei, 13mal vier und 2mal fünf Embryonen. Zwölf von Dubost (1968) in Gabun untersuchte trächtige Weibchen, hatten ein Wurfmittel von 2,5 Jungen. Die 123 Embryonen verteilten sich im Uterus fast gleichmäßig: 49 % : 51 %.

Die Schwankungen der Wurfgröße sind wegen ungleichmäßiger Verteilung der Fänge nicht durchgehend, aber doch recht eindeutig nachzuweisen. In den drei fortpflanzungsstarken Monaten Januar bis März (Mittel: 81 %) liegt die mittlere Wurfgröße mit 3,86 weit über dem Durchschnitt (n = 16), nahe dem Fortpflanzungstiefpunkt im Juli dagegen bei 2,66 (n = 9) und in den Monaten November/Dezember mit normaler Fortpflanzungsaktivität (51 %) bei nur 2,51 Jungen pro Wurf, also weit unterdurchschnittlich. Von 46 trächtigen Weibchen zeigten 9 (20 %) Resorptionen, vier davon in den Monaten April bis Juli.

In der Sexualproportion (n = 460) überwiegen die Männchen mit 52,3 %. In der relativ fortpflanzungsstarken Zeit von November bis Mai (Mittel 61 %) überwiegen die Männchen mit 60 % beträchtlich, in der schwächeren Periode von Juni bis Oktober (35 %), sind sie dagegen nur mit 48 % vertreten.

Hylomyscus alleni

Männchen: Mit Längen ab etwa 8 mm beginnen die rundlichen Hoden prall zu werden, bei gleichzeitigem Beginn des Descensus. Die Tiere sind dann mindestens 12–14 g schwer. Die untere Gewichtsgrenze für die Geschlechtsreife der Männchen ist bei ca. 15 g anzusetzen. Adulte haben ein mittleres Gewicht von ca. 20 g und Hodenlängen um 12 mm.

Der Fortpflanzungsverlauf der Weibchen (Tab. 2) scheint mit Ausnahme des Oktobers klar und einfach zu sein: 100 % Fortpflanzungsaktivität von Dezember bis Februar. Dann starker Abfall über vier Monate hinweg auf 8 % im Juni, dann Wiederanstieg zum September auf 65 %, aber starker Rückfall auf 19 % im Oktober und von diesem Tiefpunkt Anstieg innerhalb von zwei Monaten auf 100 % im Dezember. Das Jahresmittel der Fortpflanzung liegt mit 57 % unter dem Gesamtmittel.

Die pränatale Wurfgröße von 27 Weibchen beträgt 3,38. Die Embryonenzahlen verteilen sich auf: 3mal zwei, 13mal drei, 7mal vier und 3mal fünf. Bei den 88 Embryonen war das linke Uterushorn mit 54 % leicht bevorzugt.

Hylomyscus stella (wahrscheinlich synonym mit *H. alleni*) hat im Regenwald von Makokou/Gabun fast die gleiche Wurfgröße: 3,4 (n = 35) nach DUBOST (1968).

Auch bei *Hylomyscus* schwankt die Wurfgröße jahreszeitlich stark. Entsprechend dem Fortpflanzungshoch zwischen November und April liegen die Wurfgrößen in dieser Zeit fast alle überdurchschnittlich, z. B. 3,75 im November, 4,5 im Januar, 3,33 im März. Im ganzen liegt das Mittel in diesem Halbjahr bei 3,71, von Mai bis Oktober dagegen bei 2,77, einer Zeit, in der die Fortpflanzungsaktivität auch sehr gering ist.

Bei 27 trächtigen Weibchen wurde nur eine Resorption festgestellt.

Populationsdichteschwankungen: Als einziger der Myomorpha von Irangi, zeigt *Hylomyscus* sehr starke Unterschiede in den Fangergebnissen, d. h. in seinen Anteilen am Gesamtfang pro Monat. Beispiele: Februar 1972: 4 *Hylomyscus* aus 95 Fängen; März 1972: 27 *Hylomyscus* aus 87 Fängen.

Bei Addition der Ergebnisse für die einzelnen Monate findet man (bei geringen Schwankungen) über acht Monate hinweg, von März bis Oktober, einen Durchschnitt von 15 %, dann ein stetiges Absinken: 13 % im November, 9 % im Dezember, 7 % im Januar und 2 % im Februar. Sodann zum März ein Anstieg auf 16 %. Zunächst könnte man annehmen, diese Schwankungen seien die Folge eines Überflusses, bzw. Mangels an Individuen infolge von Schwankungen der Fortpflanzungsaktivität. Vergleicht man aber beide Phänomene, zeigt sich – etwas vereinfacht – folgendes: je geringer die Fortpflanzungsaktivität von *Hylomyscus* in einem Monat ist, umso höher ist der Anteil der Art am Gesamtfang. Gute Beispiele bieten die Monate Dezember bis Februar mit Fangerfolgen von nur 9 %–2 % und einer Fortpflanzungsaktivität von stets 100 %. Oder der August mit Fangerfolg, Fortpflanzungsaktivität, 1971: 11 %, 50 %; 1972: 18 %, 40 %; 1973: 30 %, 0 %. Oder der Juli 1965: 4 %, 67 %.

Daraus könnte man schließen, daß sich die Tiere in Zeiten hoher Fortpflanzungsaktivität bevorzugt nicht dort aufhalten, wo die Fallen stehen, also am Boden des Regenwaldes, sondern vermutlich in den Bäumen. Daß sie also, aus welchen Gründen immer, eventuell Aufzuchtnester in den Baumhöhlen bevorzugen. Jedenfalls ist *Hylomyscus alleni* ein ausgezeichneter Kletterer und wurde schon, wenn auch selten, auf Bäumen erbeutet.

Altersgruppen: Das sehr umfangreiche *Hylomyscus*-Material konnte teilweise auch auf die Altersgruppendynamik ausgewertet werden. Als Kriterien dienten die Kopf-Rumpf-Länge und das Körpergewicht, ferner der Abkauungsgrad der Molaren. Danach bestätigt die Altersgruppenkurve den Verlauf der Fortpflanzungsaktivität über weite Strecken des Jahres.

Sexualproportion: Von 514 untersuchten Tieren waren die Männchen mit 55 % stärker vertreten als die Weibchen. Beträchtliche jahreszeitliche Unterschiede zeigen ein starkes Überwiegen der Männchen mit 67 % im Anfang der Fortpflanzungsaktivität zwischen Oktober und Januar. Zwischen Februar und Mai dagegen liegt der Männchenanteil nur bei 46 %.

Lophuromys flavopunctatus

Ein ausführlicher Vergleich von Gewichtsklassen und Hodengrößen wurde bei dieser Art schon im Montangebiet oberhalb 2000 m durchgeführt (DIETERLEN 1976). Bei der Population von Irangi konnten dazu keine Unterschiede festgestellt werden. Die Adultgrenze kann bei Männchen (und Weibchen) bei 45 g angesetzt werden, die Hodengröße liegt in diesem Stadium bei etwa 10 mm. Daß Männchen mit Adultgewicht in Zeiten nachlassender Fortpflanzungsaktivität kleinere Hoden unter 10 mm Länge haben, konnte ich für beide Untersuchungsgebiete nachweisen.

Der Fortpflanzungsverlauf bei den Weibchen (Tab. 2 und Abb. 2) ist über große

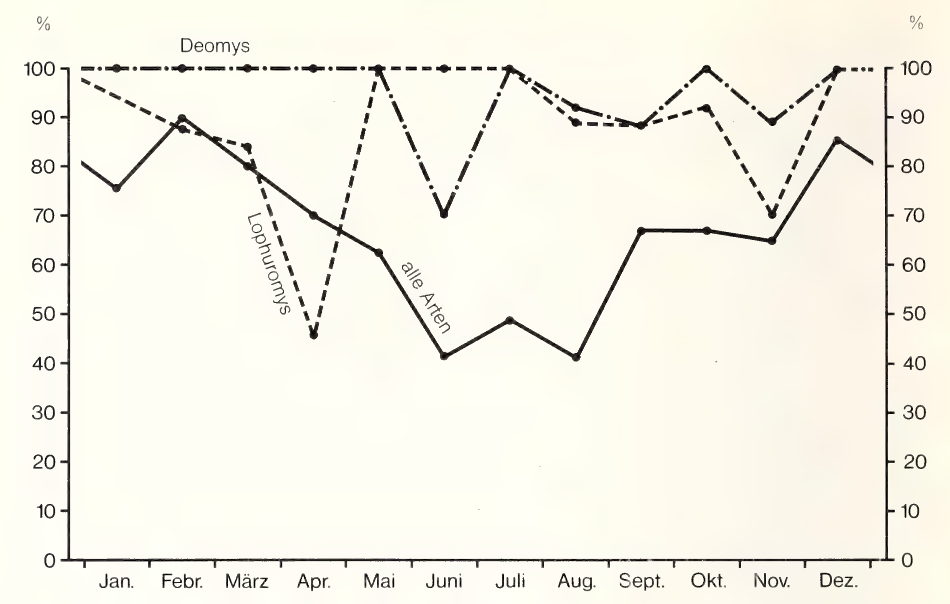


Abb. 2. Jahreszeitlicher Verlauf des prozentualen Anteils fortpflanzungsaktiver Weibchen von *Deomys ferrugineus* und *Lophuromys flavopunctatus*

Zeitabschnitte äußerst ungewöhnlich. Das hohe Niveau zwischen Dezember und März mit Abfall zum April, ist der Gesamtkurve noch sehr ähnlich. Merkwürdig ist jedoch der Anstieg auf 100 % im Mai und vollends die Beibehaltung eines sehr hohen Wertes von 89–100 % über ein halbes Jahr hinweg. Die Ergebnisse von Juni bis August – den Tiefpunkt-Zeiten fast aller andern Arten – sind bei *Lophuromys flavopunctatus* durch immerhin 33 Tiere abgesichert, von denen 31 fortpflanzungsaktiv waren. Nach dem Abfall zum November ist dann im November/Dezember wieder ein paralleler Verlauf zur Gesamtkurve festzustellen. Der Jahresdurchschnitt liegt mit 87 % weit über dem Gesamtmittel (vgl. Dieterlen 1976).

Die pränatale Wurfgröße bei 70 Weibchen betrug nur 1,83 (vgl. Dieterlen 1976), wobei 12mal ein Embryo und 58mal zwei Embryonen festgestellt wurden. Die Verteilung auf die Uterushörner war nahezu gleich.

Monatlich schwankt die Wurfgröße relativ gering zwischen 1,66 und 2,00 und ohne erkennbaren Bezug zum Fortpflanzungsverlauf. Sieben (10 %) der trächtigen Weibchen trugen (teils) resorbierte Embryonen, fünf davon zwischen September und November.

Sexualproportion: Von insgesamt 278 ausgewerteten Fängen waren 54,5 % Männchen. Die jahreszeitliche Verteilung (n = 252) zeigt sehr beträchtliche Schwankungen. Auf den Männchen-Anteil bezogen 58 % von Oktober bis Januar, 46 % von Februar bis Mai, 64 % von Juni bis Juli und 35 % von August bis September. Beziehungen zum Fortpflanzungsverlauf sind nicht herzustellen.

Deomys ferrugineus

Männchen (n = 35): Da es in beiden Geschlechtern nur wenig Fänge von Tieren unter 50 g gibt, kann vermutet werden, daß *Deomys* ein sehr rasches jugendliches Wachstum durchmacht. Das Adultgewicht der Männchen liegt wohl zwischen 50 bis 55 g. 50 bis 60 g schwere Tiere haben Hodengrößen von 10–12 mm. Ab 60 g liegt die Hodenlänge dann zwischen 13 und 18 mm.

Fortpflanzungsverlauf bei den Weibchen (Tab. 2 und Abb. 2): Diese weitgehend insektivore Art fällt auch in ihrer Fortpflanzungsleistung völlig aus dem Rahmen, denn sie

hat ein Jahresmittel von 95 %. Während eines halben Jahres, von Dezember bis Mai, liegt das Monatsmittel bei 100 %. Der einzige stärkere Rückgang ist im Juni festzustellen, der Anteil aktiver Weibchen liegt dann noch bei 70 %. Im fortpflanzungsärmsten Monat sind also „nur" sieben von zehn adulten Weibchen trächtig. Das Niveau der fünf Monate von Juli bis November liegt bei 94 % (88–100 %).

Die pränatale Wurfgröße liegt bei 67 Weibchen bei nur 1,69. Die Embryonenzahl pro Wurf verteilte sich auf: 24mal einen, 41mal zwei, 1mal drei und 1mal vier Embryonen. Die Verteilung auf die Uterushörner war völlig ausgeglichen.

Drei von Dubost (1968) in Gabun untersuchte trächtige Weibchen hatten jeweils 2 Junge. Die Angaben von Rahm (1970), ebenfalls aus dem Gebiet von Irangi, stimmen mit einem Wurfmittel von 1,6 (n = 34) sehr gut mit meinen Ergebnissen überein.

In den sechs Monaten mit 100 % Fortpflanzungsaktivität, d. h. von Dezember bis Mai, liegt die mittlere Wurfgröße bei 2,03, in den restlichen, etwas fortpflanzungsschwächeren Monaten beträgt sie nur 1,58 Junge pro Wurf. Aus diesen beträchtlichen Unterschieden muß man schließen, daß einerseits ein klarer Zusammenhang mit saisonalen Geschehnissen bestehen muß, und zweitens, daß diese sich relativ stärker bei der Wurfgröße als bei der allgemeinen Fortpflanzungsaktivität auswirken können.

Zwölf von 71 trächtigen Weibchen trugen (teilweise) resorbierte Embryonen, das sind 17 %. Die Hälfte davon lag bezeichnenderweise in den drei Monaten August bis Oktober.

In der Sexualproportion (n = 242) sind die Männchen mit 53 % leicht in der Überzahl. Jahreszeitliche Schwankungen sind nicht gesichert festzustellen. Vermutlich hängt ihr Ausbleiben mit der fast andauernden Fortpflanzungsaktivität zusammen.

Stochomys longicaudatus

Männchen: Es wurden 24 Fänge ab 50 g Körpergewicht untersucht. Ab etwa 75 g scheinen die Tiere geschlechtsreif zu werden. Dann ist die Hodengröße von 8 mm erreicht, die sich später nur noch bis 10 mm erhöht. Von Männchen mit Körpergewichten von 75 bis 102 g (Höchstgewicht) hatten Hodenlängen von 7 mm: zwei, von 8 mm: vierzehn, von 10 mm: vier. *Stochomys longicaudatus* gehört zu den wenigen Arten, bei denen die Hodenlänge adulter Männchen nur sehr gering (2 mm) und unabhängig von der Jahreszeit variiert. Ungewöhnlich ist auch die sehr geringe Hodenlänge, bezogen auf die Größe der knapp hausrattengroßen Tiere.

Fortpflanzungsverlauf bei den Weibchen (Tab. 2): Vier Monate lang, vom Februar bis Mai, wird ein 100 %-Niveau gehalten. Dem starken Abfall zum Juni hin folgen dann bis November starke monatliche Auf- und Abschwankungen mit stets relativ hohen Durchschnittswerten. Die 0 % vom Dezember können wegen geringen Materials nicht gewertet werden. Das Jahresmittel der Fortpflanzungsaktivität liegt mit 77 % sehr hoch. Die pränatale Wurfgröße lag bei 32 Weibchen bei 2,40 Jungen. Die Häufigkeit verteilte sich auf: 2mal einen, 18mal zwei, 6mal drei und 4mal vier Embryonen. Bei der Verteilung auf die Uterushörner war die rechte Seite mit 56 % bevorzugt. Bei Rahm (1970) lag das Embryonenmittel bei 2,0 (n = 18), bei Dubost (1968) im Regenwald Gabuns bei 2,5 (n = 42).

In der fortpflanzungsstärksten Zeit (Februar bis April) mit 100 % liegen die Wurfgrößen mit 3,0 klar höher als in der schwächeren Periode von August bis November mit immerhin noch 80 % Fortpflanzungsaktivität, aber einem Wurfgrößenmittel von nur 2,07. 19 % der Würfe waren teils oder völlig resorbiert, ohne einseitig gesicherte Verteilung auf die Jahreszeiten.

Die Sexualproportion war bei 175 Fängen mit 45,6 % negativ für die Männchen. Jahreszeitlich zeigten die Männchen dagegen über acht Monate hinweg, von Dezember bis Juli, ein Überwiegen mit 54 %, also in der etwas fortpflanzungsintensiveren Zeit, wogegen ihr Anteil in der schwächeren Periode von August bis November bei nur 35 % liegt.

Oenomys hypoxanthus

Die Geschlechtsreife der Männchen tritt bei 50–60 g Körpergewicht früher ein, als bei Tieren höher gelegener Gebiete (vgl. Dieterlen 1967a). Zehn Männchen zwischen 60 und 100 g hatten Hodenlängen von 20–28 mm. Zwei davon hatten mit 60 g 25 mm lange Testikel, was in etwa dem Mittel entspricht. Die Hoden des adulten *Oenomys* sind damit fast dreimal länger als beim körperlich gleich großen *Stochomys* (s. oben).

Fortpflanzungsverlauf bei den Weibchen (Tab. 2): Obgleich nur Daten von 26 adulten Weibchen ausgewertet werden konnten, deuten die Ergebnisse der einzelnen Monate auf einen ähnlichen Verlauf wie bei der Mehrzahl der Arten: relativ hohes Niveau ab Dezember, Tiefpunkt in der Jahresmitte (hier im Juli) und allmählicher Wiederanstieg mit Schwankungen gegen das Jahresende hin. Mit 77 % liegt der Jahresdurchschnitt relativ hoch.

Bei 13 trächtigen Weibchen lag die pränatale Wurfgöße im Durchschnitt bei 2,61; im Regenwald Gabuns lag sie nach Dubost (1968) bei 2,5. Die Wurfgröße betrug 1mal ein, 8mal zwei, 7mal drei, 1mal vier und 1mal fünf Embryonen. Das rechte Uterushorn war knapp bevorzugt. Von 20 trächtigen Weibchen trugen 4 (20 %) resorbierte Embryonen.

In der Sexualproportion lagen die Männchen bei insgesamt 76 Fängen mit 51 % etwas höher als die Weibchen.

Restliche Arten

Bei den restlichen 5 Arten ist das gesammelte Material zu gering, um den Fortpflanzungsverlauf zu rekonstruieren. die Fortpflanzungsaktivität beträgt bei *Lohphuromys luteogaster* (11:0) und bei *Lemniscomys striatus* (7:0) 100 %, bei *Mus minutoides* (6:4) 60 %, bei *Thamnomys rutilans* (1:1) 50 % und bei *Colomys goslingi* (2:3) 40 %. Eine Besprechung nach Jahreszeiten erübrigt sich. Die hohe Fortpflanzungsaktivität von *Lophuromys luteogaster* und *Lemniscomys striatus* muß hervorgehoben werden.

Ergebnisse für alle Arten zusammengefaßt

Fortpflanzungsverlauf bei den Männchen

Während bei fast allen Arten Hodengröße und Gewichtsklassen verglichen wurden, um Anhaltspunkte für den Termin der Geschlechtsreife zu bekommen, konnte bei manchen Arten auch geprüft werden, ob die Hodengröße jahreszeitlichen Schwankungen unterliegt.

In der Mehrzahl der Fälle zeigte sich, daß die Hoden adulter Männchen auch in Zeiten relativer Fortpflanzungsruhe groß und (damit) aktiv bleiben. Daß solche Zeiten jedoch auch Einschränkungen bringen können, ergibt sich aus folgenden Befunden:

1. Verzögerung der Geschlechtsreifung, d. h. des Hodenwachstums bei jungadulten Tieren unter offenbar schlechten Umweltbedingungen (*Praomys jacksoni, Hybomys lunaris*).
2. Jahreszeitliche Schwankungen der Hodengröße bei volladulten Männchen, die der Fortpflanzungsaktivität der Weibchen parallel läuft und offenbar umso stärker ausgeprägt ist, je größer die Amplitude bei den Weibchen ist (*Malacomys longipes.*

Fortpflanzungsverlauf bei den Weibchen

Ehe wir auf die Kurve des Fortpflanzungsverlaufs aller Arten (Abb. 3) eingehen, muß in einem Rückblick auf das vorige Kapitel auf die großen Ähnlichkeiten des Kurvenverlaufs bei den meisten Arten hingewiesen werden.

So hat sogar *Deomys ferrugineus* mit 95 % durchschnittlicher Fortpflanzungsaktivität, das einzige nennenswerte Tief im Juni, also ähnlich den andern Arten. Nur die beiden *Lophuromys*-Arten machen Ausnahmen (Tab. 2 und Abb. 2). Sie haben gerade in den

Monaten mit der allgemein geringsten Fortpflanzungsaktivität – Juni bis August – ihr Fortpflanzungsmaximum. Da auch *Deomys* schon im Juli und August wieder hohe Werte aufweist, fallen die drei genannten Arten für die Zeit Juni bis August mit Werten zwischen 70 und 100 % doch sehr stark aus dem Rahmen. Auffallenderweise sind es Arten mit der geringsten Jungenzahl und gleichzeitig die, die sich am stärksten insektivor ernähren. Nun soll der Kurvenverlauf, der sich aus den Werten mehrerer Jahre zusammensetzt, besprochen werden.

Die Monate Januar bis April zeigen ein hohes, zwischen 70 und 90 % liegendes Fortpflanzungsniveau. Vom Jahresmaximum im Februar bis zum Minimum in Juni (41 %) erfolgt ein kontinuierlicher Abfall. Die verminderte Fortpflanzungsaktivität hält drei Monate an. Vom August zum September steigt die Kurve steil an, bleibt dann etwa 3 Monate konstant bei 66 %, um zum Dezember um 20 % weiter auf 86 % anzusteigen. Nach leichter Absenkung im Januar wird dann im Februar das Jahresmaximum von 90 % erreicht. Das aus den 12 Monatsmitteln auf 66 % errechnete Jahresmittel ist als hoher Wert anzusehen, zeigt er doch, vereinfacht ausgedrückt, daß, aufs ganze Jahr bezogen, von 3 adulten Weibchen zwei ständig fortpflanzungsaktiv sind.

Vergleich des Verlaufs von einzelnen Jahren: Wie Tab. 5 zeigt, und wie schon erwähnt, wurden in den Jahren 1963–1967 nur gelegentliche Fangaktionen im Raum Irangi durchge-

Tabelle 5

Prozentualer Anteil der fortpflanzungsaktiven Weibchen aller untersuchten Arten pro Jahr und Monat der gesamten Beobachtungszeit

In Klammern: Anzahl adulter Weibchen

	1963	1964	1965	1966	1967	1971	1972	1973	Zahl der beob. Monate Anz. ♀♀	Gesamtmittel der F.aktivität Mittel unters. ♀♀/Mon.
Januar					100% (31)		67% (12)	60% (5)	3 Mon. (48)	76% (60–100%) (16)
Februar							88% (25)	93% (14)	2 Mon. (39)	90% (88–93%) (20)
März							61% (18)	100% (16)	2 Mon. (34)	80% (61–100%) (17)
April		64% (14)			77% (70)		39% (18)	100% (10)	4 Mon. (112)	70% (39–100%) (28)
Mai							44% (16)	80% (10)	2 Mon. (26)	62% (44–80%) (13)
Juni				25% (81)	39% (66)	64% (11)	40% (25)	35% (20)	5 Mon. (197)	41% (25–64%) (39)
Juli			87% (55)			39% (23)	47% (15)	24% (34)	4 Mon. (127)	49% (24–87%) (32)
August				47% (55)		62% (34)	38% (37)	15% (14)	4 Mon. (130)	41% (15–62%) (32)
Septemb.	70% (23)					83% (23)	55% (67)	60% (10)	4 Mon. (123)	67% (55–83%) (31)
Oktober				64% (39)		89% (19)	55% (40)	59% (54)	4 Mon. (152)	67% (55–89%) (38)
November				82% (56)		78% (19)	69% (16)	29% (41)	4 Mon. (132)	64% (29–82%) (33)
Dezember						79% (14)	93% (16)		2 Mon. (30)	86% (79–93%) (15)

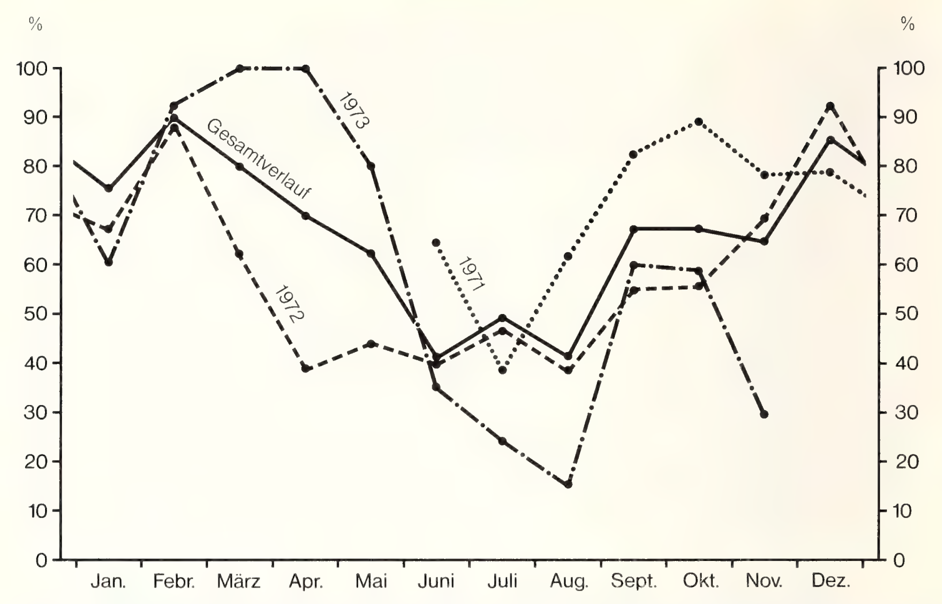


Abb. 3. Jahreszeitlicher Verlauf des prozentualen Anteils fortpflanzungsaktiver Weibchen aller Myomorpha-Arten im gesamten Beobachtungszeitraum (Gesamtverlauf) im Vergleich mit den entsprechenden Kurven der Jahre 1971, 1972 und 1973

führt. Ab Juni 1971 aber konnte kontinuierlich 30 Monate lang gesammelt werden. Dadurch ist es möglich, fast zwei komplette und einen halben Jahresablauf untereinander und mit der Mittelwertkurve zu vergleichen (Abb. 3 und Tab. 5).

Bezogen auf die jahreszeitliche Tendenz zeigen alle Kurven einen ähnlichen Verlauf: erstens, ein hohes Niveau am Jahresanfang und Anstieg auf das Februar/März-Maximum, zweitens, ab Februar oder ab März/April ein steiler Abfall auf das Jahrestief, das zwischen Juni und August liegt und drittens, danach ein steiler Anstieg auf relativ hohes Niveau, das ab September/Oktober verflacht oder abfällt. Die Zeit zwischen Oktober und Dezember ist in bezug auf Niveau und Tendenz am uneinheitlichsten. Was den Grad der Fortpflanzugsaktivität anbetrifft, bestehen jedoch sehr große Unterschiede von Jahr zu Jahr. So gibt es 1972 von Februar bis Juni einen weit unterdurchschnittlichen, 1973 einen weit überdurchschnittlichen Prozentsatz aktiver Weibchen. Ab Juni bis Dezember entspricht die Kurve für 1972 fast dem „Normalverlauf", während sie 1971 in dieser Zeitspanne weit darüber, 1973 weit darunterliegt. Wie weit die Abweichungen jeden Monat gehen können, zeigt Tab. 5. Teils beträchtliche Schwankungen, aber auf hohem Niveau, zeigen die Monate Dezember bis März.

Die größten Abweichungen, z. T. von mehr als 50 %, treten in den Monaten Juni bis August auf. In den Übergangszeiten, d. h. von hoher zu geringer Fortpflanzungsaktivität, ist dies verständlich. Schwer interpretierbar jedoch sind Fälle, wie die 87 % im Juli 1965 oder die sehr geringen 29 % im November 1973.

Jährliche Fortpflanzungsaktivität und Wurfgröße

Aus Tab. 6 geht eine deutliche Beziehung zwischen den beiden Faktoren hervor. Die Arten mit Würfen von zwei Jungen oder weniger haben mit Abstand die größte jährliche Fortpflanzungsaktivität. Bei *Lophuromys luteogaster* scheint sie sogar 100 %ig zu sein. Arten mit zwei bis drei Jungen pro Wurf, haben Fortpflanzungsaktivitäten, die etwas über

Tabelle 6

Mittlere jährliche Fortpflanzungsaktivität und durchschnittliche Wurfgröße der Weibchen von neun Arten mit minimaler Anzahl von n = 10

Unten: Vier Arten von denen zu wenig Daten für gesicherte Vergleiche verfügbar sind

	Jahresmittel der Fortpflanzungs-aktivität und (n)		Mittel der Wurf-größe und (n)	
	%	n		n
Lophuromys luteogaster	100	11	2,00	10
Deomys ferrugineus	95	93	1,69	67
Lophuromys flavopunctatus	87	98	1,83	70
Oenomys hypoxanthus	77	26	2,61	18
Stochomys longicaudatus	77	70	2,40	30
Hybomys lunaris	66	290	2,24	126
Praomys jacksoni	65	252	3,19	99
Hylomyscus alleni	57	132	3,38	26
Malacomys longipes	50	141	3,00	41
Lemniscomys striatus	100	7	4,8	5
Mus minutoides	60	10	3,6	5
Thamnomys rutilans	50	2	1,0	1
Colomys goslingi	40	5	2,0	2

dem Gesamtdurchschnitt von 66 % liegen, während Arten mit unterdurchschnittlicher Jahresaktivität (50–65 %) Wurfmittel von über drei Jungen haben. Aus diesem klaren Schema fallen vermutlich die drei Arten heraus, von denen zu wenig Material gesammelt wurde und die daher nicht verglichen werden können. Bei *Lemniscomys striatus* liegt die Wurfgröße in Irangi aber bestimmt zwischen vier und fünf, die Fortpflanzungsaktivität wohl nicht bei 100 %, aber doch sehr hoch. Dazu ist anzumerken, daß *Lemniscomys* neben *Mus minutoides* der einzige Savannenbewohner ist, gegenüber den andern, nur den Regenwald oder dessen Randgebiete bewohnenden Arten. Als Eindringling kann er sich entlang von Straßen und in Ackerbauzonen gut halten. In bezug auf die Abstimmung der Faktoren Fortpflanzungsaktivität und Wurfgröße könnten solchen Savannenarten noch Anpassungen an das Regenwaldklima bevorstehen, was aber nicht bedeuten muß, daß eine im Bereich dieses Bioms neue Art solche Anpassung nötig hat.

Von *Colomys goslingi* ist von Irangi nur ein Fund mit zwei Embryonen bekannt – eine Wurfzahl, die nach dem Schema eine höhere Fortpflanzungsaktivität erwarten ließe – jedoch ist diese allgemein sehr schwach und die Wurfgröße sämtlicher aus Afrika bekannt gewordener Funde liegt tatsächlich nur bei zwei (Dieterlen 1983). Dafür hat die Art vermutlich keine Konkurrenten in der Kleinsäugerfauna.

Schwankungen der Wurfgröße und Resorptionsrate

Wir haben gesehen, daß Wurfgröße und Häufigkeit von Resorptionen jahreszeitlichen Schwankungen unterliegen. Wenn wir annehmen, vom Durchschnitt negativ abweichende Werte stellten umweltbedingte Beeinträchtigungen der Fortpflanzung einer Art dar, müßten bei beiden Phänomenen ähnlicher jahreszeitlicher Verlauf und Korrelierbarkeit mit der Fortpflanzungskurve festzustellen sein.

Aus der Abb. 4 ist klar ersichtlich, daß Zeiten mit hoher Fortpflanzungsaktivität auch mehr Junge pro Wurf und geringere pränatale Sterblichkeit, also weniger Resorptionen mit sich bringen. Die Übereinstimmung der drei Kurven ist erstaunlich. Eine besondere Abweichung stellt lediglich der geringe Resorptionenwert im Juni dar. Er nimmt den kleinen Gipfel des Juli gewissermaßen schon vorweg. Daß im Verlauf der drei Kurven

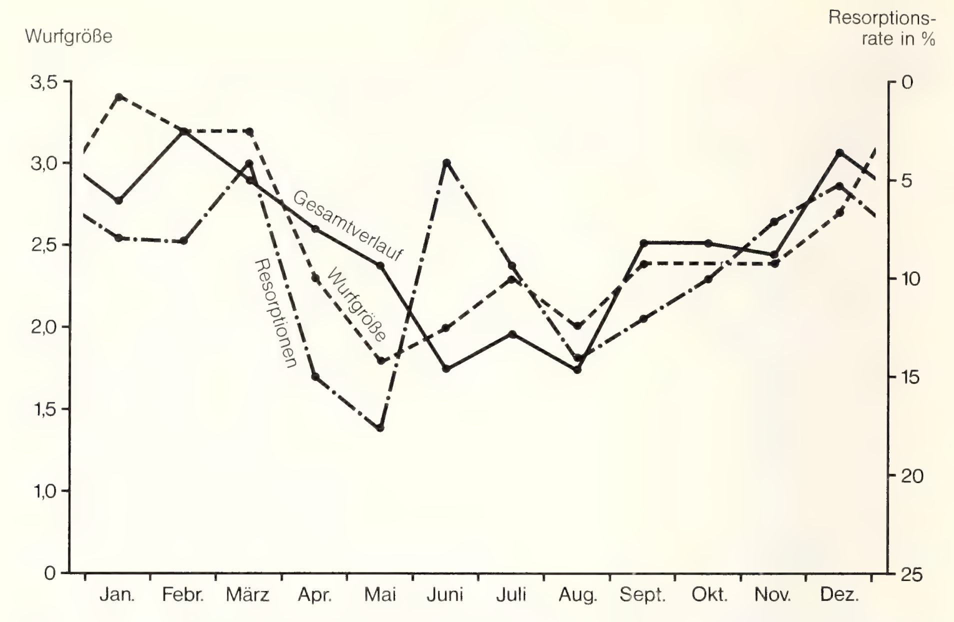


Abb. 4. Die monatlichen Schwankungen der Wurfgröße und der Resorptionshäufigkeit im Vergleich zum Verlauf der Fortpflanzungsaktivität aller Arten. Bei der Wurfgröße wurden die mittleren Wurfzahlen der sieben häufigsten Arten pro Monat einfach addiert und entsprechend eingetragen. Die Resorptionsrate wurde am Prozentsatz der Resorptionen vom Gesamtfang trächtiger Weibchen aller Arten pro Monat ermittelt. Um die Beziehungen zur Fortpflanzung und Wurfgröße deutlich zu machen, wurde die Resorptionskurve so gelegt, daß mit den hohen Werten als negatives Merkmal auf der Ordinate unten begonnen wurde

zwischen Januar und März keine völlige Gleichsinnigkeit herrscht, sei erwähnt. Die kleinen Abweichungen bestätigen umso mehr die große Übereinstimmung des Gesamten (vgl. Dieterlen 1967a).

Wurffolge

Daß die Abfolge der Würfe im Jahresverlauf verschieden ist, kann schon aus den unterschiedlichen Anteilen trächtiger Weibchen geschlossen werden. Liegt der Prozentsatz konstant sehr hoch, wie bei *Deomys* oder den *Lophuromys*arten, so dürfen wir dichte oder pausenlose Wurffolgen annehmen. Ist er umgekehrt längere Zeit gering oder schwankend, wie bei den anderen Arten, kann man auf größere Pausen schließen.

Längere Pausen können auch angenommen werden, wenn die Untersuchung der Uteri nicht-fortpflanzungsaktiver Weibchen ergibt, daß bei relativ vielen Tieren deutlich erkennbare Uterusnarben vorhanden sind, im Unterschied zu den durchgehend dunklen Uteri von Tieren, die vor kurzer Zeit geboren haben. Deren Anteil ist unter den als nichtaktiv eingestuften Tieren in den fortpflanzungsintensiven Monaten höher als in der fortpflanzungsarmen Zeit, in der die deutlichen – weil älteren – Uterusnarben überwiegen.

Zusätzliche Hilfe zur Ermittlung der Wurffolge bietet die Berechnung der säugenden Tiere und der Trächtigen. Ist ein trächtiges Weibchen säugend, dürfen wir allenfalls nur eine kurze Pause zwischen zwei Trächtigkeiten annehmen.

Populationsdichte

Mit der Periodik der Fortpflanzung müßte auch eine solche der Individuendichte zu erwarten sein. Wenn man keine direkten Populationszählungen (vgl. Dieterlen 1967c, d)

vornehmen kann, kann man versuchen, die Dichte aus den Prozentzahlen des Fangerfolgs abzulesen.

Die unten stehenden Monatswerte wurden durch Addieren und Mitteln der Werte aus den verschiedenen Jahren berechnet. Die Werte des gleichen Monats kamen aus mindestens zwei, höchstens vier Jahren zusammen. Die Frequenz des Fallenwechsels variierte in den ganzen Jahren zwischen drei und fünf Tagen.

Januar: 2,1 %, Februar: 2,1 %, März: 1,8 %, April: 4,0 %, Mai: 2,7 %, Juni: 3,9 %, Juli: 4,3 %, August: 4,3 %, September: 4,6 %, Oktober: 3,5 %, November: 3,9 %, Dezember: 3,1 %.

Erwartungsgemäß müßte durch die starke Fortpflanzungsaktivität ab September bis März der Fangerfolg ab November hoch sein und – nach Hinzukommen der Jungadulten der neuen Generation – zumindest bis März/April eine hohe Populationsdichte widerspiegeln. Das Populationstief müßte dann etwa zwischen Juli und September liegen. Statt dessen liegen gerade in dieser Zeit die höchsten Werte (im Mittel 4,4 %) und die tiefsten von Dezember bis März (Mittel 2,3 %). Ich kann dies nur so erklären, daß in den Monaten mit dem großen Nahrungsangebot, also etwa von Oktober bis März, die Köder in den Fallen nicht so attraktiv sind und die Tiere wohl auch weniger umherwandern, weil sie die Nahrung meist in nächster Nähe bekommen können, während mit der Futterverknappung ab März ein weitergehendes Umherschweifen nötig wird, wodurch die hungrigen Tiere eher in eine Falle gehen. Im Mai müßte der Wert aber dann viel höher liegen.

Altersgruppen

Erfahrungsgemäß ist das Gewicht das beste Körpermaß zur Einteilung in adulte und nichtadulte Individuen, wenn Daten vieler Tiere einer Art zur Verfügung stehen. Für die Irangifänge verfügte ich über Gewichtsdaten von mehr als 3500 Myomorpha. Etwa 24 % davon waren nichtadult, was nur ein ungefährer Anhaltspunkt für den tatsächlichen Anteil ist, der wesentlich höher liegen dürfte.

Der Anteil nichtadulter Individuen in den Fängen der einzelnen Monate des Jahres war natürlich sehr unterschiedlich. Die Werte des jeweils gleichen Monats der verschiedenen Jahre (n = 2 bis 5) wurden addiert und der Mittelwert berechnet. Er beträgt, samt Angabe der Schwankungsbreiten, in den Monaten: Januar 14 % (11–18 %); Februar: 21 % (15–27 %); März: 36 % (34–38 %); April: 33 % (22–50 %); Mai: 42 % (28–57 %); Juni: 26 % (14–36 %); Juli: 26 % (12–44 %); August: 26 % (10–42 %); September: 15 % (10–19 %); Oktober: 12 % (5–20 %); November: 21 % (12–29 %); Dezember: 17 % (11–22 %);

Wenn man annimmt, daß der Fortpflanzungserfolg eines bestimmten Monats, d. h. die Anzahl der überlebenden Jungen, sich ungefähr zwei Monate später in den Fängen als erhöhte oder niedrigere Populationsdichte widerspiegelt, so müßte eine Kurve aus den monatlichen Anteilen der nichtadulten Fänge, der Kurve der Fortpflanzungsaktivität der Weibchen am deutlichsten entsprechen und vergleichbar sein, wenn sie um zwei Monate zurückversetzt eingezeichnet wird (Abb. 5). So stimmt der hohe Anteil von 42 % nichterwachsener Tiere des Mai, auf den März zurückversetzt, mit dem hohen Wert der Fortpflanzungsaktivität in dieser Zeit in etwa überein. Auch zwischen den anderen Kurvenabschnitten lassen sich recht klare Beziehungen herstellen.

Sexualproportion

Eine Zusammenfassung der Werte für alle Arten zeigt Tab. 7. Bei der Mehrzahl der Arten überwiegen die Männchen recht deutlich. Die Unterschiede sind beträchtlich, wenn auch Material von nur einigen Dutzend Fängen mit Vorbehalt zu beurteilen ist. Die populationsbeeinflussende Bedeutung und der Selektionswert der artspezifischen Sexualpropor-

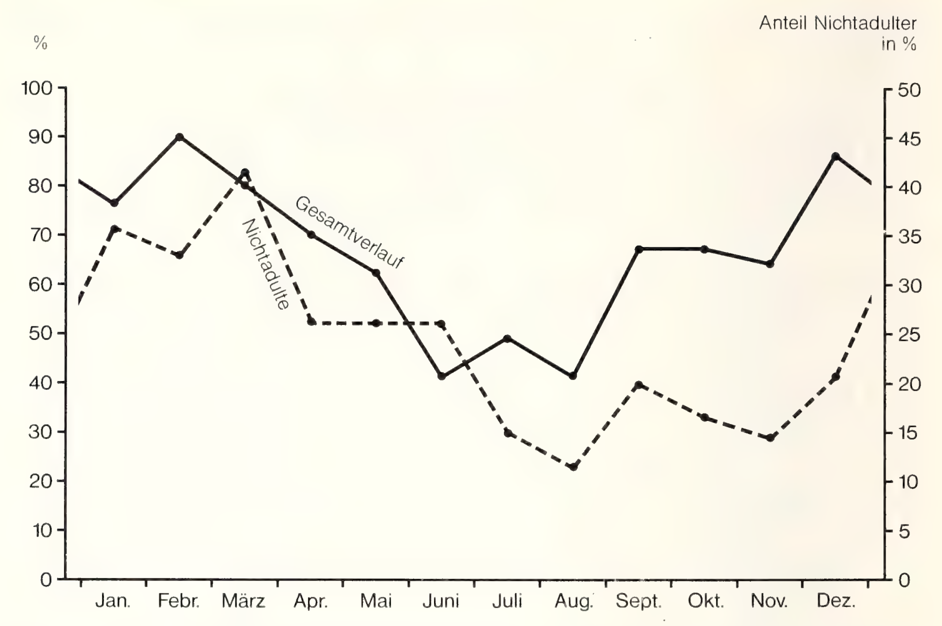


Abb. 5. Anteil der nichtadulten Tiere im Jahresverlauf im Vergleich zur Gesamtkurve der Fortpflanzungsaktivität

Tabelle 7

Gesamte Individuenzahl und Männchenanteil der 13 bei Irangi gefangenen Myomorpha-Arten

Art	n	♂♂-Anteil %
Lemniscomys striatus	41	66
Mus minutoides	31	58
Praomys jacksoni	787	56,0
Hylomyscus alleni	514	55,0
Lophuromys flavopunctatus	278	54,5
Deomys ferrugineus	882	53,4
Malacomys longipes	242	53,0
Oenomys hypoxanthus	460	52,3
Thamnomys rutilans	76	51,0
Colomys goslingi	13	46
Stochomys longicaudatus	13	46
Lophuromys luteogaster	173	45,6
	31	39

tion ist vorerst noch schwer zu beurteilen. Vergleiche verschiedener Regionen, anderer Fortpflanzungsmuster und anderer Artenzusammensetzungen könnten vielleicht zur Klärung beitragen.

Auch die Schwankungen der Sexualproportion einer Art im Jahresverlauf – die, wie gezeigt, beträchtlich sein können – sind generell nicht einfach zu interpretieren. Zwar sind bei manchen Formen die Männchen in den fortpflanzungsstarken Zeiten „erwartungsgemäß" stärker aktiv, bei anderen aber ist das Gegenteil der Fall, oder die Verhältnisse sind doch recht unklar (vgl. Dieterlen 1967a).

Diskussion

Wie andere Kleinsäuger-Untersuchungen aus tropischen Gebieten, so hat auch die vorliegende gezeigt, daß die Hoden geschlechtsreifer Männchen auch in Zeiten relativer Fortpflanzungsruhe groß und aktiv bleiben, ferner, daß Hodenwachstum und Geschlechtsreifung von Umweltbedingungen abhängig sein können. Bei einer Art (*Malacomys longipes*) konnte eine Parallelität zwischen der Hodengröße geschlechtsreifer Männchen und der jährlichen Fortpflanzungsaktivität der Weibchen festgestellt werden.

Der in Kurven dargestellte Jahresverlauf der Fortpflanzung der Weibchen zeigt bei der Mehrzahl der Arten große Ähnlichkeit, doch sind Intensität, Dauer und Jahresmittel der Fortpflanzungsaktivität von Art zu Art verschieden. Drei Arten, *Deomys ferrugineus, Lophuromys luteogaster* und *L. flavopunctatus,* fallen durch ihre hohe und fast andauernde Fortpflanzungsaktivität aus dem Rahmen; sie besitzen gleichzeitig die geringste Jungenzahl pro Wurf und ernähren sich ähnlich, d. h. überwiegend insektivor.

Die Fortpflanzung nimmt in verschiedenen Jahren einen im Grundmuster ähnlichen Verlauf, der aber größeren Abweichungen unterliegen kann. Zwischen jährlicher Fortpflanzungsaktivität und Wurfgröße bestehen meist sehr deutliche Beziehungen. Die Arten mit Würfen von zwei Jungen und weniger haben bei weitem die größte jährliche Fortpflanzungsaktivität (87–100 %), während solche mit unterdurchschnittlicher Jahresaktivität (unter 66 %) im Mittel mindestens drei Junge pro Wurf haben. Bei den regenwaldbewohnenden Arten liegt die Jungenzahl pro Wurf zwischen ca. 1,7 und 3,4, also ungewöhnlich niedrig.

Aus der Tatsache, daß in Zeiten mit hoher Fortpflanzungsaktivität auch mehr Junge pro Wurf geboren werden und eine relativ geringere pränatale Sterblichkeit vorherrscht, scheint sich die Abhängigkeit dieser Faktoren von Umweltbedingungen zu zeigen. Weitere umweltabhängige Fortpflanzungsfaktoren sollen in einer folgenden Arbeit dargestellt werden.

Danksagung

Für finanzielle Hilfe danke ich dem DAAD, der Stiftung Volkswagenwerk und der DFG. Ferner bin ich allen – Direktoren, Präparatoren, Technikern des IRSAC –, die meine Arbeit (auch in schweren Zeiten) unterstützten, zum Dank verpflichtet.

Herzlichen Dank sage ich auch dem Graphiker Herrn Th. Osterwald für die Anfertigung der Abbildungen.

Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit war, den jahreszeitlichen Fortpflanzungsverlauf bei den myomorphen Nagern zu erforschen. Dafür standen insgesamt über 3500 Fallenfänge aus mehreren Jahren und aus 13 Arten zur Verfügung. Wichtigste Gruppe zur Darstellung des Fortpflanzungsverlaufs waren die adulten Weibchen, von denen 1145 Individuen ausgewertet wurden. Nach geographischer Skizzierung des Gebietes, kurzer Charakterisierung seiner myomorphen Nagetierfauna und der Untersuchungsmethodik wird zunächst die jahreszeitliche Fortpflanzungsaktivität bei den einzelnen Arten dargestellt, für die Männchen an den Hodengrößen, bei den Weibchen am Anteil fortpflanzungsaktiver Tiere. Ferner werden die Faktoren Wurfgröße, Resorptionsrate, Wurffolge, Populationsdichte, Altersgruppen und Sexualproportion in ihrem jahreszeitlichen Zusammenhang untersucht.

Die Fortpflanzungsaktivität ist einer jahreszeitlichen Periodik unterworfen, die sich auch für die meisten o. a. Faktoren nachweisen läßt. Der jährliche Verlauf zeigt bei den meisten Arten große Ähnlichkeit, doch sind Intensität und Dauer der Fortpflanzungsaktivität von Art zu Art verschieden und stehen auch in Beziehung zur artspezifischen Wurfgröße.

Literatur

Cross, R. M. (1977): Population studies on *Praomys tullbergi* (Thomas) and other rats of forest regions of Sierra Leone. Rev. Zool. Afr. **91,** 345–367.

Delany, M. J. (1971): The biology of small rodents in Mayanja forest, Uganda. J. Zool., London **165,** 85–129.

— (1972): The ecology of small rodents in tropical Africa. Mammal review **2,** 1–42.

Delany, M. J.; Happold, D. C. D. (1979): Ecology of African mammals. Longman: London, New York.
Dieterlen, F. (1967a): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo). Z. Säugetierkunde **32,** 1–44.
— (1967b): La dynamique des populations des Muridés dans les forêts centrafricaines (région du Kivu). Chronique de l'IRSAC **2,** 33–34.
— (1967c): Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo) Teil I. Zool. Jb. (Syst.) **94,** 369–426.
— (1967d): Eine neue Methode für Lebendfang, Populationsstudien und Dichtebestimmungen an Kleinsäugern. Acta Tropica **24,** 244–260.
— (1976): Die afrikanische Muridengattung *Lophuromys* Peters, 1874. Vergleiche anhand neuer Daten zur Morphologie, Ökologie und Biologie. Stuttg. Beitr. Naturk. Serie A (Biologie), Nr. **285,** 1–96.
— (1978): Zur Phänologie des äquatorialen Regenwaldes in Ost-Zaire (Kivu), nebst Pflanzenliste und Klimadaten. Dissertationes Botanicae **47,** J. Cramer Verlag: Lehre.
— (1983): Zur Systematik, Verbreitung und Ökologie von *Colomys goslingi* Thomas & Wroughton, 1907 (Muridae; Rodentia. Bonn. Zool. Beitr. **34,** 73–106.
Dubost, G. (1968): Aperçu sur le rhythme annuel de reproduction des Muridés du Nord-Est du Gabon. Biologia gabonica **4,** 227–239.
Genest-Villard, H. (1972): Contribution à l'écologie et l'éthologie d'un petit rongeur arboricole, *Thamnomys rutilans* en République Centrafricaine. Mammalia **36,** 543–578.
Happold, D. C. D. (1974): The small rodents of the forest-savanna farmland association near Ibadan, Nigeria, with observations on reproduction biology. Rev. Zool. Afr. **88,** 814–836.
— (1977): A population study of small rodents in the tropical rain forest of Nigeria. Terre de Vie **31,** 385–458.
— (1978): Reproduction, growth and development of a West African forest mouse, *Praomys tullbergi* (Thomas). Mammalia **42,** 73–95.
Rahm, U. (1966): Les mammifères de la forêt équatoriale de l'est du Congo. Ann. Mus. Roy. Afr. Centr., Tervuren, Série in–8, Sci. Zool. No. **149,** 1–121.
— (1967): Les Muridés des environs du Lac Kivu et des régions voisines (Afrique Centrale) et leur écologie. Rev. Suisse Zool. **74,** 439–519.
— (1970): Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. Rev. Suisse Zool. **77,** 635–646.
— (1972): Note sur la répartition, l'écologie et le régime alimentaires des Sciuridés du Kivu (Zaire). Rev. Zool. Bot. Afr. **85,** 321–339.

Anschrift des Verfassers: Dr. Fritz Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein, D-7000 Stuttgart 1

Body morphology and weight relationships of Sika deer in Maryland

By G. A. Feldhamer, J. R. Stauffer, Jr. and J. A. Chapman

Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland, Frostburg, Maryland 21532, USA

Receipt of Ms. 20. 12. 1984

Abstract

Significant sexual dimorphism occurred by 1.5 years of age in free-ranging sika deer in Maryland in dressed body weight, total body length, tail length, ear length, shoulder height, hind foot length, width of front and rear hooves and chest girth. Growth rates for stags were greater than those of hinds for most parameters measured. Relative growth between total body length, shoulder height, hind foot length and chest girth was allometric. Isometric growth was found only between total body length and chest girth.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5002-0088 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 88–106

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Seasonal variation was noted in the correlations of whole vs. dressed weight of hinds; there was no seasonal difference for stags. Mean dressed weight of stags was about 72 % of whole weight.

Most yearling stags had spike antlers, while the maximum number of antler points seen in mature stags was six (three/antler). The possible significance of morphological characteristics is discussed relative to the founder effect of sika deer introduced in Maryland.

Introduction

Sika deer *(Cervus nippon)* have been introduced into numerous countries throughout the world. Nevertheless, very few age-related morphological characteristics of this species have been described. Age-related characteristics of a species may be of importance in the estimation of metabolic and physiological functions (Moen 1978), the estimation of individual live weight and population biomass (Jeffrey and Hanks 1981), and as baseline values for diagnoses of disease, toxic factors and nutritional deficiency (Anderson et al. 1974). The age-related body morphology of several species of deer has been described, including red deer *(Cervus elaphus)* (Dzieciolowski 1970), North American elk or wapiti (Blood and Lovaas 1966), roe deer *(Capreolus capreolus)* (Fruzinski et al. 1982), mule deer *(Odocoileus hemionus)* (Anderson et al. 1974), and white-tailed deer *(O. virginianus)* (Hamerstrom and Camburn 1950).

We describe body weight and skeletal growth, relationships between whole and dressed weights, and antler characteristics for an introduced, free-ranging population of sika deer in Maryland. Sika deer were first released in Maryland on James Island in 1916, and on Assateague Island about 1930 (Fig. 1). The distribution and population density of sika deer has since expanded greatly (Feldhamer et al. 1978), and in many areas, they have displaced native white-tailed deer. Sika deer in Maryland now occur in Dorchester, Wicomico, Worcester and Somerset Counties. They have always been hunted, but it was not until 1973 that separate harvest statistics were kept for sika vs. white-tailed deer. Currently,

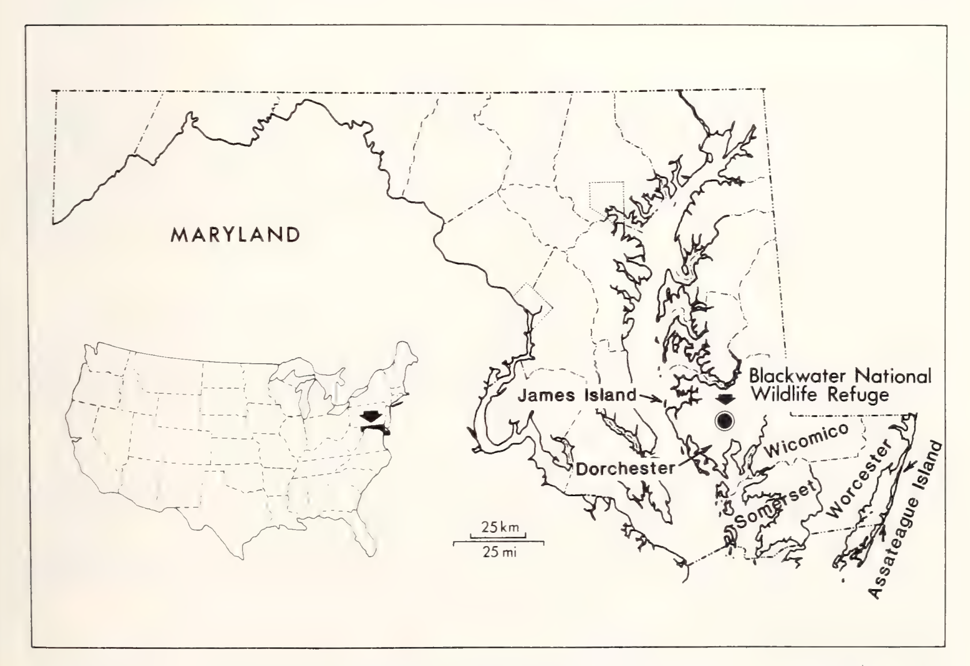


Fig. 1. Study area south of Blackwater National Wildlife Refuge, Dorchester County, Maryland, USA

there is a 13-week archery season, 1-week muzzle loader season and 1-week firearms season, with a total bag limit for the three seasons of nine sika deer of either sex.

Study area

The study was conducted in southern Dorchester County, Maryland, the center of the county being located at approximately 39°30′ N, 76°10′ W. This area ranges in elevation from sea level to about 3 m, with an average elevation of about 1 m. The southern portion of the county is interspersed with woodlands, brackish marsh and cultivated fields. The two major crops grown in the study area are soybeans and corn.

The woodland overstory is dominated by loblolly pine *(Pinus taeda)* interspersed with oak (*Quercus* sp.), red maple *(Acer rubrum)*, black gum *(Nyssa sylvatica)* and sweet gum *(Liquidambar styraciflua)*. Major understory species are bayberry (*Myrica* sp.), greenbriar (*Smilax* sp.), American holly *(Ilex opaca)* and poison ivy *(Rhus radicans)*. Woodlands typically have areas of standing water (about 15 cm deep) in them.

Predominant marsh vegetation includes three-square rush *(Scirpus olneyi)*, saltgrass *(Distichlis spicata)*, cattail *(Typha angustifolia)*, sedge (*Carex* sp.), spikerush *(Eleocharis parvula)* and reed *(Phragmites communis)*. Open water areas include shallow ponds and rivers. Controlled burning of marshes occurs on Blackwater National Wildlife Refuge, which encompasses 2,300 ha of marsh, on the adjacent Fishing Bay Wildlife Management Area and the Taylor's Island Wildlife Management Area.

It is quite humid in this area throughout the year. The mean yearly precipitation is about 109 cm, of which about 38 cm is snow. Highest mean monthly temperature is in July (25.8 °C) the lowest in January (±1.2 °C).

Methods of analysis

Carcass measurements were taken on sika deer examined at the Church Creek and Taylor's Island deer-check stations, Dorchester County, during the one-week firearms season (late November to early December) from 1977 through 1981, and from hunting camps in the study area during this period. We also collected deer by shooting in July and August 1979, and February and March 1980, to establish whole- vs. dressed-weight relationships. Original measurements were made in pounds or inches and converted to metric equivalents.

Carcass measurements

Deer brought to the check stations were weighed to the nearest 0.45 kg on a platform scale. Weights of deer in the field or in hunt camps were taken on a hanging Ohaus scale again to the nearest 0.45 kg. Measurements were taken with a flexible steel tape with the deer layed flat on its side. Hind foot, front hoof and rear hoof measurements were taken only once on each deer, usually on the left side; thus, no bilateral comparisons were made. Measurements were taken by several different individuals because of the number of deer and the length of the study. The following measurements were taken:

Whole weight. The weight of the live animal less blood loss from shooting. We shot most of the deer in the neck to minimize tissue and blood loss.

Dressed weight. The weight of the carcass after blood and all visceral organs had been removed.

Total length. Measured with the tape held flat against the mid-line contour of the body from the tip of the nose to the posterior edge of the last coccygeal vertebra.

Tail length. Measured on the ventral surface from the perianal region to the posterior edge of the last coccygeal vertebra.

Ear length. Measured from the notch to the tip.

Hind foot length. Measured from the calcaneum to the tip of the hoof.

Shoulder height. Measured from the superior angle of the scapula to the tip of the hoof, with the front leg straight and perpendicular to the carcass.

Front and rear hooves. Measured length along the ventral surface from a point opposite the posterior edge of the unguis to the tip of the hoof. Measured width from edge to edge across middle of hoof with digits held together.

Chest girth. Measured the circumference of the chest with the front legs perpendicular to the carcass and the tape posterior to the front legs.

Age estimation

Age of deer was estimated by wear and eruption of mandibular dentition, using criteria established for red deer by LOWE (1967). These criteria are believed to be applicable to sika deer (see FELDHAMER and CHAPMAN 1980). For adults, the cementum annuli also were examined as a cross-check on age estimation. A first incisor was removed and decalcified in ethylene dinitrotetra acetic acid, washed in distilled water and sectioned at 14_{μ} on an AO Cryo-Cut II Microtome. Sections were stained with Harris' hematoxylin and examined under a light microscope at 40×.

Statistical analyses

The von Bertalanffy equation was used to estimate growth of skeletal parameters of follows:

$$l_t = L_\infty \left[1 - e^{-K(t-t_0)}\right]$$

where:

l_t = length at age t
L_∞ = asymptotic length
K = a coefficient of catabolism, or "growth coefficient" (see RICKER 1975: 221)
t = age in years
t_0 = hypothetical age at which length would have been zero if growth had always been in the manner described by the equation (see HANKS 1972)

Asymptotic values were generally taken as the largest mean value of an age group for each parameter. From the von Bertalanffy equation above:

$$1 - \left(\frac{L}{L_\infty}\right) = e^{-K(t-t_0)}$$

and

$$\ln\left(1 - \frac{L}{L_\infty}\right) = Kt + Kt_0$$

where L = observed mean value of parameter at each age.
The coefficients K and t_0 were then calculated from the regression of t (independent variable) on

$$\ln\left(1 - \frac{L}{L_\infty}\right)$$

where:
$-K$ = slope of the line
t_0 = y intercept/K.

The cubic form of the von Bertalanffy equation was used for the dressed body weight parameter. Because of small sample sizes, individuals 9.5 years of age and older were combined for purposes of analyses. Once an equation was generated for a parameter, a regression of the predicted (theoretical) vs. observed, mean values for each age, weighted for sample size, was calculated and the R^2 values reported. For some parameters, different asymptotic values were attempted, and the equation which maximized the R^2 was used. Analyses were made using the New Regression program of Statistical Package for the Social Sciences Update 7–9 (HULL and NIE 1981) on a Univac 1180 computer.

Results

A total of 606 sika deer carcasses was measured including 125 calves (20.6 %), 229 yearlings (37.8 %) and 252 adults (41.6 %). However, sex of dressed calves generally could not be determined because antler (pedicel) development had not begun, and information on sex of calves from hunters was not reliable. Therefore, analyses of calves were based only on 6 known males and 5 known females of the 125 calves. There were 170 male and 59 female yearlings, and 141 male and 111 female adults, for an effective sample size of 492. For some individuals, certain measurements were not available, so sample sizes differed. The age-specific mean, one standard deviation and range for body parameters are given in Table 1 for each sex.

Dressed body weight

The mean dressed body weight of male calves (n = 6) was 15.4 kg, 2.2 kg greater than for female calves (n = 5). These estimates were not statistically different (Table 2), probably

Table 1

Mean ± one standard deviation, range and sample size for age-related body measurements of sika deer *(Cervus nippon)* from Dorchester County, Maryland

Data collected from 1977–1981

Age (years)	Sex	Dressed weight (kg)	Total length (cm)	Tail length (cm)	Ear length (cm)	Shoulder height (cm)	Hind foot length (cm)	Front hoof length (cm)
0.5	S	15.4 ± 1.6 (13.2 - 17.3) n = 6	105.3 ± 7.9 (914 - 1143) n = 6	9.8 ± 1.1 (8.9 - 11.5) n = 5	10.7 ± 0.6 (10.2 - 11.5) n = 6	62.9 ± 2.8 (59.1 - 66.0) n = 6	32.9 ± 1.6 (30.5 - 35.0) n = 6	5.1 ± 0.5 (4.4 - 5.7) n = 6
	H	13.2 ± 1.9 (10.0 - 14.9) n = 5	99.8 ± 9.3 (87.6 - 111.8) n = 5	9.2 ± 0.7 (8.3 - 10.2) n = 5	9.9 ± 0.9 (8.3 - 10.8) n = 5	58.9 ± 2.9 (55.9 - 62.9) n = 5	31.3 ± 1.3 (29.8 - 33.0) n = 5	4.8 ± 0.9 (3.8 - 6.3) n = 5
1.5	S	22.6 ± 3.1 (14.1 - 32.7) n = 166	124.3 ± 7.3 (95.9 - 137.8) n = 166	10.7 ± 1.4 (6.3 - 14.6) n = 161	11.2 ± 0.5 (10.0 - 12.1) n = 169	72.2 ± 3.4 (59.1 - 81.3) n = 169	35.4 ± 1.1 (33.0 - 38.7) n = 170	5.3 ± 0.8 (2.9 - 7.0) n = 166
	H	20.3 ± 3.0 (13.6 - 28.6) n = 54	117.8 ± 7.5 (87.0 - 128.3) n = 57	9.5 ± 1.4 (6.9 - 13.3) n = 55	10.7 ± 0.5 (9.5 - 12.1) n = 59	66.1 ± 4.1 (54.6 - 73.7) n = 59	33.6 ± 1.2 (29.2 - 36.8) n = 59	5.2 ± 0.5 (3.8 - 6.4) n = 57
2.5	S	28.3 ± 3.7 (21.8 - 37.6) n = 57	133.7 ± 9.1 (89.5 - 152.4) n = 54	10.9 ± 1.7 (7.3 - 17.7) n = 53	11.3 ± 0.5 (10.2 - 12.7) n = 58	75.2 ± 3.5 (61.6 - 82.6) n = 58	35.7 ± 0.9 (34.0 - 38.1) n = 58	5.5 ± 0.8 (3.5 - 7.0) n = 58
	H	19.9 ± 2.7 (15.4 - 26.8) n = 24	120.9 ± 8.4 (86.4 - 130.2) n = 25	9.7 ± 1.5 (6.4 - 12.7) n = 25	10.7 ± 1.0 (7.0 - 12.4) n = 25	69.0 ± 2.7 (62.2 - 73.7) n = 25	33.5 ± 1.6 (29.2 - 38.7) n = 25	5.1 ± 0.6 (3.5 - 6.2) n = 25
3.5	S	30.8 ± 2.9 (24.9 - 37.2) n = 42	135.1 ± 6.7 (121.9 - 154.9) n = 42	10.8 ± 1.2 (7.6 - 12.7) n = 42	11.5 ± 0.7 (9.0 - 13.5) n = 43	77.1 ± 3.2 (69.2 - 82.6) n = 43	36.2 ± 1.2 (33.0 - 38.1) n = 42	5.6 ± 0.9 (3.8 - 7.6) n = 43
	H	21.6 ± 4.6 (14.5 - 32.2) n = 31	123.1 ± 7.4 (104.1 - 142.2) n = 28	9.9 ± 1.1 (8.3 - 12.1) n = 28	10.8 ± 0.4 (10.0 - 11.4) n = 31	68.4 ± 3.6 (59.1 - 75.0) n = 31	33.4 ± 1.2 (31.1 - 36.2) n = 31	5.3 ± 0.7 (3.8 - 7.0) n = 31

Table 1. (Continued)

Age (years)	Sex	Dressed weight (kg)	Total length (cm)	Tail length (cm)	Ear length (cm)	Shoulder height (cm)	Hind foot length (cm)	Front hoof length (cm)
4.5	S	32.6 ± 4.9 (23.6 - 40.8) n = 20	135.1 ± 8.1 (118.2 - 151.1) n = 19	11.3 ± 1.0 (10.0 - 13.0) n = 19	11.4 ± 0.4 (10.0 - 12.1) n = 20	78.4 ± 6.3 (72.0 - 99.9) n = 20	35.8 ± 1.1 (34.0 - 37.5) n = 20	5.6 ± 0.9 (3.8 - 7.0) n = 20
	H	22.3 ± 3.9 (17.2 - 32.2) n = 19	123.2 ± 5.2 (111.8 - 133.0) n = 19	9.7 ± 1.0 (7.9 - 11.5) n = 18	10.6 ± 0.7 (8.6 - 11.4) n = 19	68.9 ± 2.3 (64.0 - 73.7) n = 19	34.0 ± 1.2 (31.8 - 36.3) n = 19	5.3 ± 0.6 (4.4 - 6.8) n = 18
5.5	S	34.3 ± 4.3 (29.5 - 43.2) n = 11	136.0 ± 8.8 (117.5 - 148.6) n = 11	10.9 ± 1.4 (8.9 - 13.7) n = 11	11.3 ± 0.8 (10.2 - 12.7) n = 11	78.6 ± 6.4 (71.1 - 96.5) n = 11	36.2 ± 0.8 (34.9 - 38.1) n = 11	5.3 ± 0.7 (4.1 - 6.4) n = 11
	H	24.1 ± 4.6 (16.8 - 34.0) n = 14	126.2 ± 5.6 (114.3 - 133.7) n = 15	9.6 ± 1.1 (7.6 - 12.4) n = 14	10.8 ± 0.4 (10.2 - 11.4) n = 15	70.5 ± 2.2 (66.0 - 73.0) n = 15	34.0 ± 1.2 (32.4 - 35.6) n = 15	5.3 ± 0.4 (4.4 - 6.0) n = 15
6.5	S	33.1 ± 1.3 (32.2 - 34.0) n = 2	138.4 ± 3.6 (135.9 - 141.0) n = 2	11.1 ± 0.4 (10.8 - 11.4) n = 2	11.7 ± 0.5 (11.4 - 12.1) n = 2	74.9 ± 2.6 (73.1 - 76.8) n = 2	35.9 ± 0.4 (35.6 - 36.2) n = 2	5.4 ± 0.4 (5.1 - 5.7) n = 2
	H	30.3 ± 3.7 (27.3 - 36.4) n = 5	128.8 ± 15.1 (102.9 - 140.3) n = 5	9.7 ± 1.6 (7.9 - 12.0) n = 5	10.4 ± 0.8 (9.0 - 11.0) n = 5	72.4 ± 3.5 (69.0 - 77.1) n = 5	33.8 ± 1.1 (32.7 - 35.6) n = 5	5.5 ± 0.6 (5.0 - 6.4) n = 5
7.5	S	---	---	---	---	---	---	---
	H	22.8 ± 1.8 (20.9 - 24.9) n = 4	122.6 ± 3.9 (118.1 - 127.6) n = 4	10.5 ± 0.6 (10.2 - 11.4) n = 4	10.2 ± 1.2 (8.9 - 11.4) n = 4	66.6 ± 0.9 (65.4 - 67.3) n = 4	32.7 ± 0.8 (31.8 - 33.7) n = 4	5.4 ± 0.6 (5.1 - 6.3) n = 4
8.5	S	35.4 n = 1	144.8 n = 1	11.4 n = 1	11.4 n = 1	82.6 n = 1	40.0 n = 1	6.0 n = 1
	H	23.5 ± 3.6 (20.4 - 26.8) n = 4	126.5 ± 3.3 (123.1 - 130.8) n = 4	8.8 ± 1.1 (7.6 - 10.2) n = 4	10.7 ± 0.2 (10.5 - 10.8) n = 4	68.8 ± 2.2 (66.7 - 71.4) n = 4	33.9 ± 0.9 (33.0 - 34.9) n = 4	5.3 ± 0.9 (4.4 - 6.3) n = 4
≥ 9.5	S	35.5 ± 1.9 (33.6 - 38.1) n = 4	144.0 ± 10.6 (128.9 - 152.4) n = 4	10.8 ± 1.6 (8.9 - 12.1) n = 4	11.2 ± 0.7 (10.2 - 11.7) n = 4	82.6 ± 9.3 (76.2 - 96.5) n = 4	35.6 ± 0.0 (35.6) n = 4	5.8 ± 0.9 (4.4 - 6.4) n = 4
	H	18.9 ± 1.9 (15.4 - 21.4) n = 7	121.9 ± 5.1 (116.8 - 132.1) n = 6	10.6 ± 0.7 (9.5 - 11.4) n = 8	10.1 ± 0.3 (9.5 - 10.5) n = 8	68.8 ± 3.4 (61.0 - 71.4) n = 8	33.6 ± 1.2 (32.7 - 35.6) n = 8	5.4 ± 0.5 (5.1 - 6.5) n = 8

Table 1. (Continued)

Age (Years)	Sex	Front hoof width (cm)	Rear hoof length (cm)	Rear hoof width (cm)	Chest girth (cm)	Total length/ dressed weight	Total length/ chest girth
0.5	S	3.1 ± 0.4 (2.5 - 3.8) n = 6	4.8 ± 0.5 (4.4 - 5.4) n = 6	3.1 ± 0.5 (2.9 - 3.8) n = 6	63.6 ± 3.7 (59.7 - 68.6) n = 6	6.9 ± 0.8 (5.7 - 8.1) n = 6	1.6 ± 0.2 (1.5 - 1.9) n = 5
	H	2.9 ± 0.4 (2.5 - 3.2) n = 5	4.4 ± 0.5 (3.8 - 5.1) n = 5	3.0 ± 0.2 (2.8 - 3.2) n = 5	60.9 ± 5.9 (54.6 - 69.2) n = 5	7.7 ± 1.4 (5.9 - 9.6) n = 5	1.7 ± 0.3 (1.3 - 1.9) n = 5
1.5	S	3.5 ± 0.3 (2.2 - 4.8) n = 166	5.1 ± 0.7 (2.9 - 7.6) n = 166	3.4 ± 0.4 (2.5 - 4.8) n = 166	74.5 ± 4.3 (60.3 - 84.5) n = 133	5.6 ± 0.7 (3.5 - 7.9) n = 162	1.7 ± 0.3 (1.3 - 2.1) n = 131
	H	3.2 ± 0.2 (2.5 - 3.8) n = 57	4.8 ± 0.5 (3.5 - 5.7) n = 57	3.1 ± 0.3 (2.5 - 4.4) n = 57	71.1 ± 5.4 (52.1 - 83.8) n = 48	5.9 ± 0.7 (4.1 - 7.2) n = 52	1.7 ± 0.1 (1.4 - 1.9) n = 46
2.5	S	3.6 ± 0.3 (2.9 - 4.4) n = 58	5.1 ± 0.5 (3.8 - 6.5) n = 58	3.5 ± 0.3 (2.9 - 4.4) n = 58	79.5 ± 4.2 (69.8 - 88.9) n = 52	4.8 ± 0.6 (3.2 - 5.9) n = 53	1.7 ± 0.1 (1.1 - 1.9) n = 50
	H	3.2 ± 0.3 (2.9 - 3.8) n = 25	4.6 ± 0.5 (3.5 - 5.7) n = 25	3.1 ± 0.4 (2.0 - 3.8) n = 25	73.6 ± 4.4 (66.0 - 82.6) n = 24	6.2 ± 0.9 (4.3 - 8.2) n = 24	1.6 ± 0.2 (1.2 - 1.9) n = 24
3.5	S	3.7 ± 0.4 (2.9 - 4.8) n = 43	5.2 ± 0.7 (3.2 - 7.0) n = 43	3.5 ± 0.3 (2.9 - 4.0) n = 43	81.8 ± 3.6 (76.2 - 91.4) n = 31	4.4 ± 0.4 (3.7 - 5.5) n = 41	1.7 ± 0.01 (1.5 - 1.8) n = 31
	H	3.3 ± 0.3 (2.9 - 4.4) n = 31	4.7 ± 0.6 (3.5 - 6.0) n = 31	3.2 ± 0.4 (2.5 - 4.4) n = 31	72.7 ± 4.5 (61.6 - 81.3) n = 25	5.8 ± 1.2 (3.9 - 8.1) n = 28	1.7 ± 0.1 (1.4 - 2.1) n = 23
4.5	S	3.7 ± 0.3 (3.2 - 4.4) n = 20	5.5 ± 0.4 (4.9 - 6.7) n = 20	3.7 ± 0.4 (3.1 - 4.4) n = 20	82.9 ± 4.2 (76.2 - 90.2) n = 12	4.3 ± 0.6 (3.3 - 5.4) n = 19	1.6 ± 0.9 (1.5 - 1.8) n = 12
	H	3.4 ± 0.4 (2.9 - 4.4) n = 18	5.0 ± 0.6 (3.8 - 6.5) n = 18	3.4 ± 0.4 (2.7 - 4.4) n = 18	71.9 ± 4.8 (66.0 - 80.0) n = 12	5.7 ± 0.9 (3.8 - 7.3) n = 19	1.7 ± 0.1 (1.6 - 1.9) n = 12
5.5	M	3.7 ± 0.4 (3.2 - 4.4) n = 11	5.0 ± 0.8 (4.1 - 6.4) n = 11	3.7 ± 0.5 (3.2 - 4.9) n = 11	84.3 ± 2.6 (81.3 - 90.2) n = 9	4.0 ± 0.4 (3.4 - 4.6) n = 11	1.6 ± 0.1 (1.5 - 1.8) n = 9
	H	3.3 ± 0.2 (2.9 - 3.8) n = 15	5.0 ± 0.6 (3.5 - 5.7) n = 15	3.3 ± 0.3 (2.9 - 3.8) n = 15	76.9 ± 6.0 (64.8 - 85.1) n = 15	5.4 ± 0.9 (3.5 - 7.5) n = 14	1.6 ± 0.1 (1.5 - 2.0) n = 15

because of small sample size. Significant sexual dimorphism in dressed body weight was evident by 1.5 years of age. Stags attained 95 % of their estimated asymptotic weight (35.6 kg) by the age of 5.5 years; hinds (24.2 kg) by the age of 7.5 years (Fig. 2). The asymptotic dressed body weight of stags was 32.0 % greater than in hinds.

Total length

As with dressed body weight, significant differences in total length between stags and hinds were evident for all age classes except calves (Table 2). The asymptotic total length value of stags (145.0 cm), was 12.8 % greater than that of hinds (126.5 cm). Hinds attained 95 % of their asymptotic total length by 2.5 years of age, stags by 4.5 years of age (Fig. 3).

Table 1. (Continued)

Age (Years)	Sex	Front hoof width (cm)	Rear hoof length (cm)	Rear hoof width (cm)	Chest girth (cm)	Total length/ dressed weight
6.5	S	3.8 ± 0.0 (3.8) n = 2	5.5 ± 0.6 (5.5 - 6.0) n = 2	3.5 ± 0.4 (3.2 - 3.8) n = 2	84.7 ± 0.5 (84.4 - 85.1) n = 2	4.2 ± 0.3 (4.0 - 4.4) n = 2
	H	3.2 ± 0.2 (3.0 - 3.5) n = 5	4.9 ± 0.8 (3.8 - 6.0) n = 5	3.1 ± 0.2 (2.9 - 3.5) n = 5	---	4.3 ± 0.7 (3.3 - 4.9) n = 5
7.5	S	---	---	---	---	---
	H	3.2 ± 0.0 (3.2) n = 4	4.9 ± 0.6 (4.4 - 5.7) n = 4	3.1 ± 0.2 (2.7 - 3.2) n = 4	72.6 ± 4.4 (68.6 - 78.1) n = 4	5.4 ± 0.6 (4.7 - 6.1) n = 4
8.5		3.5 n = 1	5.7 n = 1	3.8 n = 1	81.3 n = 1	4.1 n = 1
	H	3.4 ± 0.4 (2.9 - 3.8) n = 4	4.8 ± 0.6 (4.1 - 5.4) n = 4	3.3 ± 0.4 (2.9 - 3.8) n = 4	73.9 ± 3.9 (69.2 - 78.7) n = 4	5.5 ± 0.9 (4.7 - 6.4) n = 4
9.5	S	3.8 ± 0.0 (3.8) n = 4	4.9 ± 0.7 (4.1 - 5.4) n = 3	3.7 ± 0.3 (3.5 - 4.1) n = 4	86.7 ± 5.6 (81.3 - 92.1) n = 4	4.1 ± 0.4 (3.7 - 4.5) n = 4
	H	3.4 ± 0.3 (2.9 - 3.8) n = 8	4.6 ± 0.9 (3.2 - 6.2) n = 7	3.1 ± 0.9 (1.3 - 3.8) n = 7	71.4 ± 3.8 (66.0 - 76.2) n = 6	6.5 ± 0.7 (6.0 - 7.7) n = 6

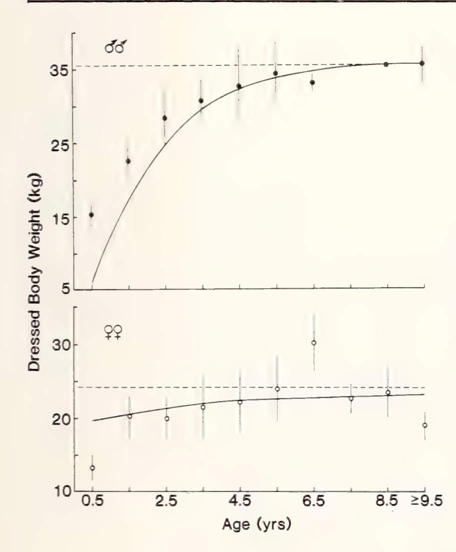


Fig. 2. Von Bertalanffy growth curves for dressed body weight of sika deer *(Cervus nippon)* in Maryland. Circles denote observed means at each age for stags (above, closed circles) and hinds (below, open circles). Vertical lines denote one standard deviation on either side of the mean. Dashed lines denote asymptotes. For males (n = 309): $W_t = 35.6\,[1-e^{-0.662(t+0.748)}]^3$ kg. For females (n = 167): $W_t = 24.2\,[1-e^{-0.184(t+14.439)}]^3$ kg. Correlation coefficients for the regression of predicted values vs. observed, weighted means at each age were: stags, $R^2 = 0.998$; hinds, $R^2 = 0.363$

Shoulder height

The asymptotic shoulder height for stags (82.7 cm) was 12.3 % greater than that of hinds (72.5 cm). This was the only parameter that was significantly greater for stags of all ages, including calves (Table 2). Hinds attained 95 % of their asymptotic shoulder height by 3.5 years of age, stags by 4.5 years of age (Fig. 4).

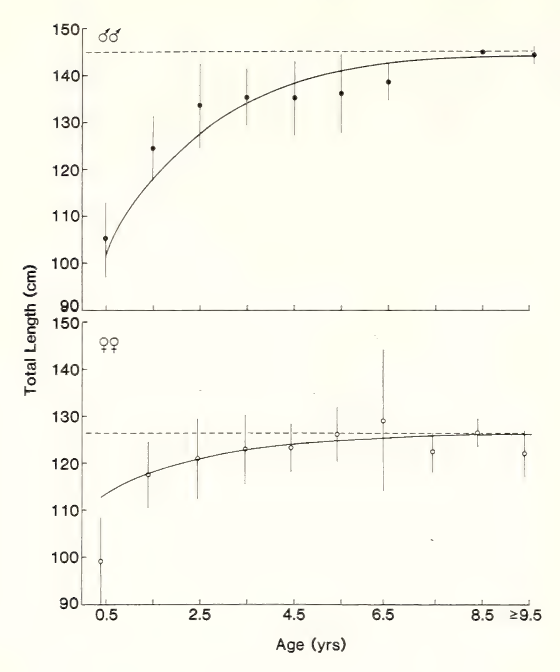


Fig. 3. Von Bertalanffy growth curves for total length of sika deer *(Cervus nippon)* in Maryland. Circles denote observed means at each age for stags (above, closed circles) and hinds (below, open circles). Vertical lines denote one standard deviation on either side of the mean. Dashed lines denote asymptotes. For stags (n = 305): $1_t = 145.0\,[1 - e^{-0.460(t+2.130)}]$ cm. For hinds (n = 169): $1_t = 126.5\,[1 - e^{-0.430(t+4.695)}]$ cm. Correlation coefficients for the regression of predicted values vs. observed, weighted means at each age were: stags, $R^2 = 0.908$; hinds, $R^2 = 0.742$

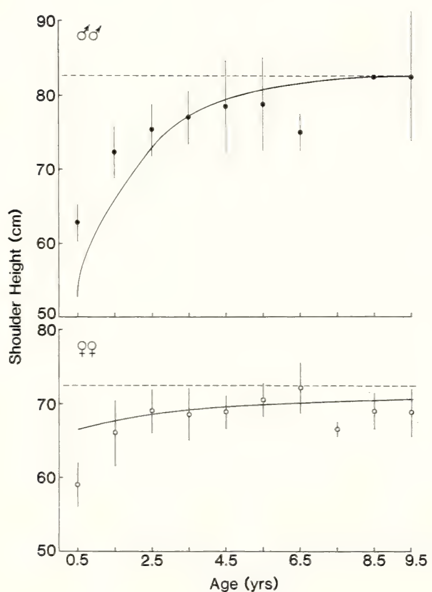
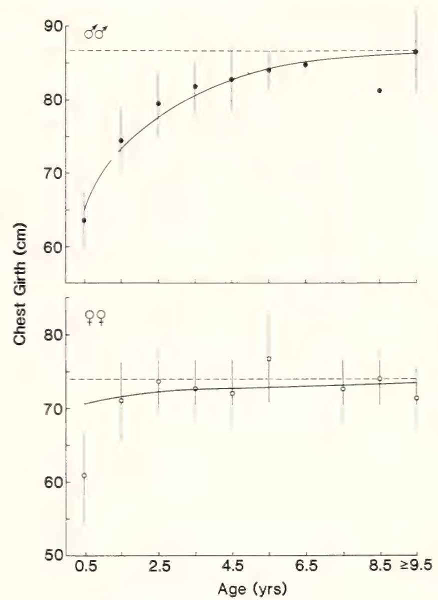
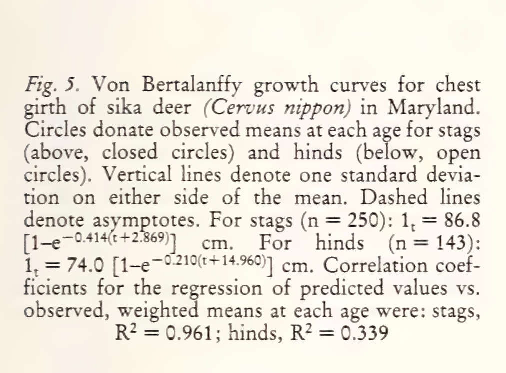


Fig. 4. Von Bertalanffy growth curves for shoulder height of sika deer *(Cervus nippon)* in Maryland. Circles denote observed means at each age for stags (above, closed circles) and hinds (below, open circles). Vertical lines denote one standard deviation on either side of the mean. Dashed lines denote asymptotes. For stags (n = 314): $h_t = 82.7\,[1 - e^{-0.556(t+1.337)}]$ cm. For hinds (n = 175): $h_t = 72.5\,[1 - e^{-0.150(t+16.040)}]$ cm. Correlation coefficients for the regression of predicted values vs. observed, weighted means at each age were: stags, $R^2 = 0.944$; hinds, $R^2 = 0.488$

Chest girth

Stags had a significantly greater chest girth than hinds for all age classes except calves (Table 2). The asymptotic chest girth for stags (86.8 cm) was 14.7 % greater than that of hinds (74.0 cm). Chest girth in hinds did not increase significantly with age; 95 % of the asymptotic value was attained by 0.5 year of age. In stags, 95 % of the asymptotic was attained at 4.5 years of age (Fig. 5).




Fig. 5. Von Bertalanffy growth curves for chest girth of sika deer *(Cervus nippon)* in Maryland. Circles donate observed means at each age for stags (above, closed circles) and hinds (below, open circles). Vertical lines denote one standard deviation on either side of the mean. Dashed lines denote asymptotes. For stags (n = 250): $1_t = 86.8 [1-e^{-0.414(t+2.869)}]$ cm. For hinds (n = 143): $1_t = 74.0 [1-e^{-0.210(t+14.960)}]$ cm. Correlation coefficients for the regression of predicted values vs. observed, weighted means at each age were: stags, $R^2 = 0.961$; hinds, $R^2 = 0.339$

Stags had a larger growth coefficient than hinds for dressed body weight, shoulder height, chest girth, hind foot length, width of front hooves and length and width of rear hooves. Growth coefficients of equations for stags and hinds were about equal for total length and front hoof length. Hinds had a larger growth coefficient than stags only for tail length (Table 3).

There were no consistent differences in the ratio of total body length/chest girth between stags and hinds relative to age (Table 2). Chest girth increased isometrically relative to total length for both sexes; slopes of both correlations did not differ from zero. Allometric growth was noted relative to other major skeletal measures of both stags and hinds, including: total length vs. hind foot length, total length vs. shoulder height, shoulder height vs. hind foot length, shoulder height vs. chest girth, and hind foot length vs. chest girth.

Whole vs. dressed weight relationships

Whole weights and associated dressed weights were obtained for 20 stags and 31 hinds during winter (25 November to 3 December 1978) and summer (July through August 1979).

For all stags, the mean difference between whole and dressed body weights was not significantly different between winter and summer ($t = 0.426$, $P > 0.30$). During both seasons, mean dressed weight was about 72 % of the whole weight (Table 4). This relationship also occurred when considering adult ($AC \geq 2$) vs. immature ($AC \leq 1$) stags. No difference in whole vs. dressed body weights of adult stags was found between summer ($N = 6$, $\bar{x} = 71.4$ %) and winter ($N = 3$, $\bar{x} = 75.4$ %) ($t = -1.542$, $P > 0.05$). There also was no difference in immature stags in summer ($N = 3$, $\bar{x} = 69.4$ %) vs. winter ($N = 8$, $\bar{x} = 70.1$ %) ($t = -0.354$, $P > 0.05$). For hinds, however, the mean percentage difference between whole and dressed weights changed seasonally. In the winter the mean dressed weight of hinds was 70.2 % of mean whole weight. In the summer this figure declined to 64.5 % ($t = 3.89$; $P < 0.001$) (Table 4). The winter sample of hinds ($N = 6$) included only two adults ($AC \geq 2$), however. Conversely, the summer sample ($N = 21$) had 18 adults, of which 14 were lactating. Considering only adult hinds, the mean dressed/whole weight

Table 2

Age-related mean values of observed body measurements of stag and hind sika deer from Dorchester County, Maryland, and calculated student-t values

Degrees of freedom are in parentheses

Body measurement		Age (Years)							
		0.5	1.5	2.5	3.5	4.5	5.5	6.5	≥9.5*
Dressed Weight (kg)	S	15.4	22.6	28.3	30.8	32.6	34.3	34.3	34.6
	H	13.2	20.3	19.9	21.6	22.3	24.1	23.5	18.9
	tcal (df)	2.02(9)	4.85[a](218)	10.04[a](79)	9.76[a](47)[d]	7.15[a](37)	5.65[a](23)	7.82[a](26)[d]	11.94[a](10)
Total Length (cm)	S	105.3	124.3	133.7	135.1	135.1	136.0	142.4	143.3
	H	99.8	117.7	120.9	123.1	123.2	126.2	124.7	121.9
	tcal(df)	1.04(9)	5.89[a](221)	5.91[a](77)	7.00[a](68)	5.41[a](36)	3.51[b](24)	5.54[a](27)	5.72[a](11)
Tail Length (cm)	S	9.8	10.7	10.9	10.8	11.3	10.9	11.1	11.0
	H	9.2	9.5	9.7	9.9	9.7	9.6	9.9	10.5
	tcal(df)	1.10(8)	5.34[a](214)	3.24[b](76)	2.98[b](68)	4.70[a](35)	2.64[c](23)	2.30(25)	0.74(9)
Ear Length (cm)	S	10.7	11.2	11.3	11.5	11.4	11.3	11.3	11.2
	H	9.9	10.7	10.7	10.8	10.6	10.8	10.3	10.1
	tcal(df)	1.58(9)	7.00[a](226)	2.93[b](29)[d]	5.11[a](70)[d]	4.47[a](29)[d]	1.87(13)[d]	4.31[a](28)	4.84[a](12)
Shoulder Height (cm)	S	62.9	72.2	75.2	77.1	78.4	78.6	79.2	80.1
	H	58.9	66.1	69.4	68.9	68.4	70.5	69.3	68.8
	tcal(df)	2.32[c](9)	11.20[a](226)	7.86[a](81)	10.96[a](72)	6.32[a](72)	4.06[b](12)[d]	4.02[b](10)[d]	3.14[c](6)[d]
Hind Foot Length (cm)	S	32.9	35.4	35.7	35.9	35.8	36.2	36.5	36.0
	H	31.3	33.6	33.5	33.4	33.9	34.0	33.5	33.6
	tcal(df)	1.76(9)	10.14[a](227)	6.68[a]31)[d]	5.52[a](63)	4.93[a](37)	5.29[a](24)	5.69[a](26)	0.98(11)
Front Hoof Length (cm)	S	5.1	5.3	5.5	5.6	5.6	5.3	5.7	57.2
	H	4.8	5.2	5.1	5.3	5.3	5.3	5.4	53.9
	tcal(df)	0.72(9)	0.98(221)	2.31[c](81)	1.53(72)	1.52(36)	-0.13(15)[d]	1.16(28)	0.98(12)

Table 2. (Continued)

Body measurement		Age (Years) 0.5	1.5	2.5	3.5	4.5	5.5	6.5	≥9.5*
Front Hoof Width (cm)	S	3.1	3.5	3.6	3.7	3.7	3.7	3.8	3.8
	H	2.9	3.2	3.2	3.3	3.4	3.3	3.3	3.4
	tcal (df)	1.14(9)	6.59[a] (142)[d]	6.34[a](81)	5.45[a](72)	2.42[c](36)	4.00[b](24)	5.62[a](27)[d]	3.15[c](9)[d]
Rear Hoof Length (cm)	S	4.9	5.1	5.1	5.2	5.5	5.0	5.3	5.2
	H	4.4	4.8	4.6	4.7	4.9	5.0	4.8	4.6
	tcal(df)	1.63(9)	3.05[b](132)[d]	3.94[a](81)	3.18[b](72)	3.05[b](36)	-0.11(24)	1.85(26)	1.16(10)
Rear Hoof Width	S	3.1	3.4	3.5	3.5	3.7	3.7	3.7	3.8
	H	3.0	3.1	3.1	3.1	3.4	3.3	3.1	3.1
	tcal(df)	0.28(9)	4.46[a](221)	4.80[a](81)	4.30[a](50)[d]	2.67[c](36)	2.81[c](24)	2.78[c](26)	1.61(10)
Chest Girth (cm)	S	63.6	74.5	79.5	81.8	82.9	84.3	84.9	85.5
	H	60.9	71.1	73.6	72.7	71.9	76.9	73.4	71.4
	tcal(df)	0.85(8)	4.44[a](179)	5.57[a](74)	8.46[a](54)	5.95[a](22)	4.12[b](20)[d]	5.67[a](22)	5.62[a] (10)
Total Length/ Chest Girth	S	1.65	1.67	1.68	1.65	1.64	1.62	1.63	1.7
	H	1.65	1.65	1.65	1.71	1.73	1.65	1.62	1.7
	tcal(df)	-0.07(8)	0.80(175)	1.02(72)	-1.66(36)[d]	-2.09[c](22)	-0.51(22)	0.24(1)	0.70(10)

* - insufficient samples of stags at ages 7.5 and 8.5 for analyses. a - $P < 0.001$ b - $P < 0.01$ c - $P < 0.05$

d - t-values calculated with separate variance estimates, thus reduced degrees of freedom.

Table 3

Von Bertalanffy equations for growth with age of several body parameters of sika deer *(Cervus nippon)* from Dorchester County, Maryland

Parameter	Sex	n	von Bertalanffy equation	Age (years) which 95% of asymptotic attained	Correlation coefficient (R^2) of predicted vs. observed means
Tail length (cm)	S	298	$l_t = 11.5\ [1-e^{-0.159(t+15.00)}]$ cm	3.5	0.473
	H	160	$l_t = 10.6\ [1-e^{-0.441(t+2.54)}]$ cm	4.5	0.484
Ear length[a] (cm)	S	314	$l_t = 11.8\ [1-e^{-0.080(t+36.850)}]$ cm	0.5	0.149
Hind foot length (cm)	S	313	$l_t = 40.1\ [1-e^{-0.218(t+7.197)}]$ cm	6.5	0.497
	H	174	$l_t = 34.1\ [1-e^{-0.122(t+30.70)}]$ cm	0.5	0.098
Front hoof length (cm)	S	311	$l_t = 5.8\ [1-e^{-0.352(t+4.890)}]$ cm	3.5	0.748
	H	172	$l_t = 5.5\ [1-e^{-0.360(t+3.470)}]$ cm	5.5	0.585
Front hoof width (cm)	S	311	$w_t = 3.8\ [1-e^{-0.484(t+3.489)}]$ cm	3.5	0.893
	H	172	$w_t = 3.4\ [1-e^{-0.313(t+7.058)}]$ cm	2.5	0.616
Rear hoof length (cm)	S	315	$l_t = 5.5\ [1-e^{-0.146(t+19.24)}]$ cm	1.5	0.251
	H	171	$l_t = 5.0\ [1-e^{-0.084(t+38.65)}]$ cm	0.5	0.131
Rear hoof width (cm)	S	310	$w_t = 3.7\ [1-e^{-0.427(t+4.765)}]$ cm	2.5	0.854
	H	171	$w_t = 3.4\ [1-e^{-0.040(t+69.86)}]$ cm	5.5	0.270

a - von Bertalanffy equation could not be fitted to data on female ear length. This parameter was best defined by y_t, female ear length = $9.95 + 0.48X - 0.07X^2 + 0.0002X^4$, where X is age in years, SE = 0.64, $R^2 = 0.159$.

Table 4

Mean difference in whole vs. dressed body weight (kg) of sika deer stags and hinds during winter and summer periods from Dorchester County, Maryland

Sex		Season	
		Winter 1978 (n = 11)	Summer 1979 (n = 9)
Stags	$\bar{x}$ whole weight	33.8	34.5
	$\bar{x}$ dressed weight	24.3	24.7
	dressed/whole	71.9%	71.6%
		Winter 1978 (n = 6)	Summer 1979 (n = 21)
Hinds	$\bar{x}$ whole weight	25.5	30.4
	$\bar{x}$ dressed weight	17.9	19.6
	dressed/whole	70.2%	64.5%

ratio in winter ($N = 2, \bar{x} = 72.5$ %) remained significantly higher than in summer ($N = 18$, $\bar{x} = 64.0$ %) ($t = 3.37$, $P < 0.005$). For immature hinds ($AC \leq 1$), there was no difference in the dressed/whole weight ratio between the winter sample ($N = 4$, $\bar{x} = 69.4$ %) and the summer sample ($N = 3$, $\bar{x} = 63.2$ %) ($t = 1.72$, $P > 0.05$).

For both sexes there appeared to be an age-related difference in the whole vs. dressed weight relationships. The internal organs accounted for a larger percentage of the whole weight in younger animals than in older animals, regardless of season (Table 5).

The linear regression lines of dressed vs. whole weight for stags and hinds were not significantly different in variance, slope or elevation during the winter sample period, and data were combined (Fig. 6). However, the dressed vs. whole weight regression for stags and hinds collected during the summer of 1979 could not be combined (Fig. 7) because of statistically significant differences in the slopes ($F = 31.68$, $P < 0.001$) and the elevations ($F = 12.29$, $P < 0.001$) of the lines.

Table 5

Mean percentage of body weight accounted for by visceral organs in different age classes of sika deer from Dorchester County, Maryland

Age (years)	Winter[a]	Summer[b] Stags	Summer[b] Hinds
0.5	32.6 (2)[c]	-	44.4 (1)
1.5	29.6 (10)	30.5 (3)	39.2 (2)
2.5	26.9 (3)	29.9 (3)	37.1 (8)
$\geq$ 3.5	25.0 (1)	26.6 (2)	35.2 (9)

[a] sexes combined

[b] sexes separate in summer because slopes of regression of dressed vs. whole weight are significantly different for stags and hinds

[c] sample size

Antler characteristics

Stag sika deer in Maryland form spike antlers as yearlings. By 2.5 years old, the complete rack is often evident. It consists of an upswept brow tine and a forked main beam. The bay tine is absent (see Fig. 3 in FELDHAMER 1982). For *C. n. nippon* in Maryland, we saw no stag with more than six points (3/antler) during the five-year study period (Table 6), or in the follow-

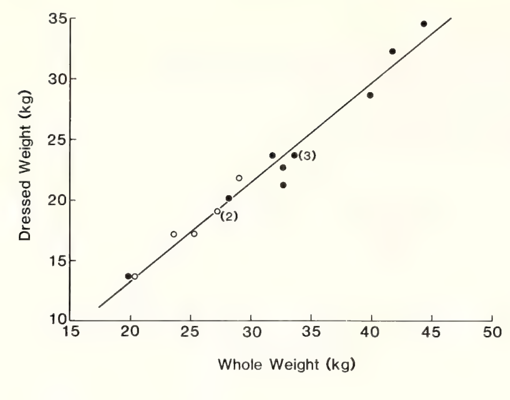


Fig. 6. Dressed vs. whole body weight regression for sika deer collected in late November – early December, 1978, sexes combined. The estimated relationship is ŷ, estimated dressed body weight (kg) = −3.031 + 0.814x, where x is the whole body weight (kg), $R^2 = 0.971$. Stags (●), hinds (○). Parentheses indicate number of individuals at the same point

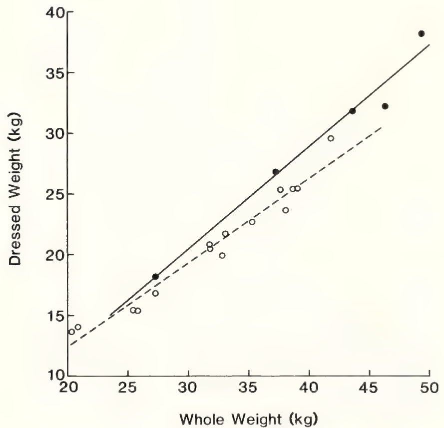


Fig. 7. Dressed vs. whole body weight regressions for sika deer collected July–August, 1979. The estimated relationships are: *stags* ŷ, estimated dressed body weight (kg) = −4.747 + 0.838x, where x is the whole body weight (kg), $R^2 = 0.976$; *hinds* ŷ, estimated dressed body weight = −1.675 + 0.699x, $R^2 = 0.963$. Stags (●, –); hinds (○, – – –)

ing three years. Of 155 stag yearlings, 144 (92.9 %) had spike antlers. This was consistent each year of the study (91.9 %; 91.9 %; 92.0 %; 97.3 %; 91.7 %). The remaining 11 yearlings had "button" antlers. No yearling was seen with forked antlers or additional tines. Ohtaishi (1976) also found that all yearling sika stags at Nara Park, Japan (N = 90) had spike antlers. This is unlike the situation in closely related elk, however, where yearling bulls occasionally may have more points than the typical spike (Boyd 1978). Although the full rack may be in place by 2½ years of age in sika deer, there were more 2½-year-old stags (N = 16) with spike antlers than with six-point racks (N = 14). Of 74 stags 3½ years of age or older, the majority (54.1 %) had six-point racks.

Discussion

General morphology

In sika deer, as in many other cervids, the period of most rapid growth takes place during the first year of life. Sexual dimorphism was evident in most body measurements by 1.5 years of age. Only the mean front hoof length showed no dimorphism regardless of age. Anderson et al. (1974) also found no significant sexual dimorphism in most body measurements of mule deer in Colorado until they were yearlings or older.

The small sample sizes for calves in our study may have masked significant dimorphism in this age class. The percentage difference in mean values between males and females for many body parameters of calves was equal to the difference at older ages. However, Barus

Table 6

Age-related antler characteristics for stag sika deer brought to check stations in Dorchester County, Maryland, from 1977 through 1981[a]

Antler form	Age (years) 0.5	1.5	2.5	3.5	4.5	5.5	6.5	7.5+
button		11						
spike	2	114	16	1		1		
3-point			6	1				1
4-point			10	6	2	2		1
5-point			1	5	4	2		1
6-point			14	22	8	5	2	3

[a] n = 242, which represented 86.7% of all stags brought to check stations in Dorchester County during this five-year period.

et al. (1982) found the mean dressed body weight of 14 stag calves *(C. n. nippon)* from Czechoslovakia was not significantly different from that of 12 hind calves. They noted, however, that all stags were weighed without the head and antlers. Thus, sexual dimorphism of sika calves, at least in the dressed body weight, may again have been masked.

We found that 95 % of the asymptotic weight of stags was attained by 5.5 years of age, and by 7.5 years for hinds. OHTAISHI (1976: 122) also found the body weight of sika deer increased until "... about the size of six years old". BARUS et al. (1982) found body weight of sika stags increased slightly until at least eight years of age. For red deer, DZIECIOLOWSKI (1970) found maximum mean dressed body weights of stags and hinds were attained at eight years of age. Thus, sika deer adhere to the general pattern in cervids of maximal body growth and condition between 5–10 years of age. For most parameters measured, sika deer stags reached significantly higher mean values as yearlings, and had larger growth coefficients, than hinds. In hinds, growth was negligible for many parameters after 1.5 years of age. The adaptive significance of increased size relative to dominance rank of stags, and subsequent reproductive success has been noted for red deer (CLUTTON-BROCK et al. 1979) and no doubt applies also to sika deer in Maryland.

Combining all age groups, the mean length of front hooves was significantly greater than the mean length of rear hooves both for stags ($t = 7.01$, $df = 330$, $P < 0.001$) and hinds ($t = 11.64$, $df = 298$, $P < 0.001$). In stags, front hooves averaged 5.3 % longer than rear hooves, while in hinds the difference was 8.0 %. Likewise, the mean width of front hooves was significantly greater than rear hooves in males ($t = 4.37$, $df = 330$, $P < 0.001$) and females ($t = 3.58$, $df = 298$, $P < 0.001$). In both sexes, front hooves averaged about 2.6 % wider than rear hooves. A similar finding was reported for black-tailed deer (MCCULLOUGH 1965), and has been attributed to the greater amount of weight supported by the front hooves compared to the rear (LINSDALE and TOMICH 1953).

Possible sources of variation

Many of the von Bertalanffy equations had very low R^2 values, that is, the amount of variability accounted for by the relationship with age was small. Variability probably was attributable to several factors: 1. possible measurement errors due to the number of people taking measurements, and general difficulty of taking measurements under often adverse field conditions; 2. a possible span of more than 1 month in parturition dates, and resultant ages of individuals within each age group; and 3. differences in summer or winter weather between years of the study (CLUTTON-BROCK and ALBON 1983; FELDHAMER in press). The latter factor would have the potentially greatest affect on dressed body weights, which are probably cyclic throughout the year in sika deer as in other cervids (BANDY et al. 1970;

Moen and Severinghaus 1981). Skeletal parameters are not cyclic and certainly less influenced by weather.

Whole vs. dressed body weight

Given the same initial whole weight, animals in "good" condition will have a higher dressed weight than animals in "poor" condition. This relationship has been described previously relative to white-tailed deer (Hamerstrom and Camburn 1950) and red deer (Riney 1955). Thus, although mean whole weight of all hinds was 30.4 kg in the summer vs. 25.5 kg in the winter, based only on the dressed weight relationships, hinds were in relatively poorer condition in the summer. This may have been due to: (1) the metabolic demands of gestation, parturition and subsequent lactation in adults, especially considering that there was no difference seasonally between immature hinds, and (2) body fat being metabolized before visceral fat (Harris 1945; Blood and Lovaas 1966). It should be emphasized, however, that all deer collected were judged to be in excellent condition, based on body fat, pelage and general conformation, regardless of season.

Given reduced forage intake of sika stags during the rut (Kiddie 1962), it would be expected that a seasonal difference in dressed weights in relation to whole weights would occur, with stags in relatively poorer condition during the fall-winter. However, this was not apparent for our data. Data derived from Kiddie (1962) for adult sika stags (*C. n. hortulorum*, the larger Manchurian sika) in New Zealand also failed to show any significant seasonal differences in the dressed- vs. whole-weight relationship. However, it is possible that dominant, breeding stags were not included in the limited samples taken during the rutting season. Sample size was limited to three deer each season. The mean dressed weight of *hortulorum* stags was 74 % of whole weight, similar to that of the smaller subspecies of sika deer found in Maryland. Mean dressed weight of hind *hortulorum* in New Zealand, again derived from data in Kiddie (1962), was 62.4 % of whole weight. Despite sample sizes of only three deer per season, however, significant seasonal differences were apparent. Dressed weight as a percentage of whole weight in adult *hortulorum* hinds was 60.6 % in the winter and 64.1 % in the summer. Thus, the seasonal trend was reversed from that observed for hinds in Maryland (even after taking into account the "reversal" of seasons between the northern and southern hemispheres).

Variability in dressed weight in relation to whole weight may arise from differences in stomach fill as well as physical condition. In our study, as previously noted, all sika deer were considered to be in excellent condition throughout the year. Also, there were relatively minor differences in the amount of stomach fill between individuals (Feldhamer, unpub. data). As a result, we believe there was minor variability within sex and age groups during summer and winter because of stomach fill.

Antler characteristics

Adult sika stags in other parts of the world may have more than the maximum six points (three points/antler) observed in Maryland (Flerov 1952; Imaizumi 1970). Ohtaishi (1976) reported that 218 of 292 (74.7 %) adult stags *(C. n. nippon)* in Japan had eight-point racks (four points/antler). Although 8-point antlers are the normal maximum for sika deer in Japan, half the sika deer of Kyushu have 6-point racks as a maximum (Ohtaishi, personal communication). In Denmark, Bennetson (1976) found most introduced sika deer stags 3.5 years and older had 8- to 10-point racks. In Maryland, the maximum six-point characteristic may have been an individual trait peculiar to the one or two stags originally introduced, with a resultant founder effect. Such phenotypic homogeneity in this herd is suggested by the apparent lack of polymorphism and heterozygosity in tissue enzymes (Feldhamer et al. 1982). It is further suggested by consistency of karyotype in our population (van Tuinen et al. 1983), as opposed to other populations (Gustavsson and Sundt 1968).

Although six-point racks may not be typical of all *C. n. nippon*, it is also possible that stags with eight-point racks may not be "pure" sika deer. Such antler development may be the result of "F_n generation hybridization" with red deer (see BARTOS and ZIROVNICKY 1981), or introgression with the much larger *C. n. hortulorum*. This is further suggested by comparison of the mean dressed body weights of sika stags in Maryland with those of the introduced population in Moravia, Czechoslovakia (BARUS et al. 1982). For yearlings and all adult age groups, mean weights of deer in Czechoslovakia were significantly higher ($P < 0.001$) than in Maryland. Although BARUS et al. (1982: 206) felt the sika deer they sampled "... showed no signs of crossing with either the bigger race *Cervus nippon hortulorum* or with *Cervus elaphus*", they could not exclude the possibility of *C. n. nippon* and *hortulorum* introgression during initial introduction around 1900. Thus, the sika deer in Maryland may be a relatively unique population of *C. n. nippon* without introgressive characteristics.

Acknowledgements

During the course of this study, numerous students from the Appalachian Environmental Laboratory assisted in gathering data in the field and at check stations. We especially acknowledge the help of BRUCE TALIAFERRO, GLEN ASKINS and TOM BEAVER of the AEL. BILL JULIAN, former refuge manager, and Biologist GUY WILLEY of Blackwater National Wildlife Refuge aided in the initial portions of the study. ROBERT MILLER, Maryland Wildlife Administration, also provided valuable assistance throughout the project. Messrs. P. A. RANSOME and WILLIAM SPICER graciously provided access to large tracts of private land for purposes of collecting deer. Members of numerous hunting clubs in Dorchester County, especially the 10–4 Club, went out of their way to provide assistance over the years, as did TOMMY PHILLIPS of Hoopers Island. Ms. FRAN YOUNGER, University of Maryland, Center for Environmental and Estuarine Studies, prepared the figures. Dr. WILLIAM THOMPSON, Appalachian Environmental Laboratory, and Dr. PHILLIP URNESS, Department of Range Science, Utah State University, critically reviewed the manuscript and provided many valuable suggestions. Computer time was provided by the Computer Science Center of the University of Maryland. Portions of this study were funded by the Maryland Wildlife Administration through Federal Aid to Wildlife Restoration Project W-49-R. This is Scientific Series No. 1595-AEL, Appalachian Environmental Laboratory, Center for Environmental and Estuarine Studies, University of Maryland.

Zusammenfassung

Körpermaß- und Gewichtsrelationen beim Sikawild in Maryland

Die Beziehungen zwischen Alter, Geschlecht, verschiedenen Körpermaßen und dem Gewicht wurden bei in Maryland, USA, eingebürgertem Sikawild untersucht. Bereits im Alter von 1,5 Jahren unterschieden sich Männchen und Weibchen von *Cervus nippon* signifikant im Wildpretgewicht (aufgebrochen), in der Körperlänge, der Schwanzlänge, der Ohr- und Hinterfußlänge, der Widerristhöhe, Schalenbreite und im Brustumfang. Die Wachstumsraten der meisten Maße waren bei den Männchen höher als bei den Weibchen. Die meisten Maßkombinationen änderten sich allometrisch, nur der Brustumfang nahm im Verhältnis zur Kopfrumpflänge isometrisch zu. Jahreszeitliche Unterschiede zwischen dem Anteil vom Wildpret- am Lebendgewicht waren nur bei den Weibchen signifikant, nicht aber bei den Männchen. Letztere wogen im Durchschnitt aufgebrochen 72 % vom Lebendgewicht. Im Alter von 1,5 Jahren trugen die meisten Hirsche ein Spießgeweih. Die Endenzahl betrug auch bei älteren Hirschen nie mehr als 6. Die morphologischen Besonderheiten des Sikawildes in Maryland werden im Hinblick auf den "founder effect" diskutiert.

Literature

ANDERSON, A. E.; MEDIN, D. E.; BOWDEN, D. C. (1974): Growth and morphometry of the carcass, selected bones, organs, and glands of mule deer. Wildl. Monogr. No. 39

BANDY, P. J.; COWAN, I. McT.; WOOD, A. J. (1970): Comparative growth in four races of black-tailed deer *(Odocoileus hemionus)* Part I. Growth in body weight. Can. J. Zool. **48**, 1401–1410.

BARTOS, L.; ZIROVNICKY, J. (1981): Hybridization between red and sika deer. II. Phenotype analysis. Zool. Anz., Jena, **207**, 271–287.

BARUS, V.; BABICKA, C.; ZEJDA, J. (1982): On the morphology of a feral population of sika deer *(Cervus nippon)* in Czechoslovakia. Folia Zool. **31**, 195–208.

BENNETSEN, E. (1976): Sikavildtet *(Cervus nippon)* i Danmark. Danske Vildtundersøgelser **25**, 1–31.

BLOOD, D. A.; LOVAAS, A. L. (1966): Measurements and weight relationships in Manitoba elk. J. Wildl. Manage. **30**, 135–140.

Boyd, R. J. (1978): American elk. In: Big Game of North America: Ecology and Management. Ed. by J. L. Schmidt and D. L. Gilbert. Harissburg, Pa.: Stackpole Books. Pp. 11–29.
Clutton-Brock, T. H.; Albon, S. D. (1983): Climatic variation and body weight of red deer. J. Wildl. Manage. **47**, 1197–1201.
Clutton-Brock, T. H.; Albon, S. D.; Gibson, R. M.; Guinness, F. E. (1979): The logical stag: adaptive aspects of fighting in red deer (*Cervus elaphus* L.). Amer. Behav. **27**, 211–225.
Dzieciolowski, R. (1970): Relations between the age and size of red deer in Poland. Acta Theriol. **15**, 253–268.
Feldhamer, G. A. (1982). Sika deer. In: Wild Mammals of North America: Biology, Management and Economics. Ed. by J. A. Chapman and G. A. Feldhamer. Baltimore, Md.: Johns Hopkins Univ. Press. Pp. 1114–1123.
Feldhamer, G. A. (1985): Climatic factors and body weight of yearling sika deer. Mammalia (in press).
Feldhamer, G. A.; Chapman, J. A. (1980): Evaluation of the eye lens method for age determination in sika deer. Acta Theriol. **18**, 239–244.
Feldhamer, G. A.; Chapman, J. A.; Miller, R. L. (1978): Sika deer and white-tailed deer on Maryland's eastern shore. Wildl. Soc. Bull. **6**, 155–157.
Feldhamer, G. A.; Morgan, R. P. II; McKeown, P. E.; Chapman, J. A. (1982): Lack of polymorphism in liver and muscle enzymes from sika deer *(Cervus nippon)*. J. Mammalogy **63**, 512–514.
Flerov, K. K. (1952): Musk deer and deer. In: Fauna of the U.S.S.R.: Mammals. Vol. 1, No. 2. Moscow, U.S.S.R.: Acad Sci. Pp. 123–131.
Fruzinski, B.; Kaluzinski, J.; Baksalary, J. (1982): Weight and body measurements of forest and field roe deer. Acta Theriol. **27**, 479–488.
Gustavsson, I.; Sundt, C. O. (1968): Three polymorphic chromosome systems of centric fusion type in a population of Manchurian sika deer (*Cervus nippon hortulorum* Swinhoe). Chromosoma **28**, 245–254.
Hamerstrom, F. N., Jr.; Camburn, F. L. (1950): Weight relationship in the George Reserve deer herd. J. Mammalogy **31**, 5–17.
Hanks, J. (1972): Growth of the African elephant *(Loxodonta africana)*. E. Afr. Wildl. J. **10**, 251–272.
Harris, D. (1945): Symptoms of malnutrition in deer. J. Wildl. Manage. **9**, 319–322.
Hull, C. H.; Nie, N. H. (eds.) (1981): SPSS update 7–9: new procedures and facilities for releases 7–9. New York: McGraw-Hill Book Co.
Imaizumi, Y. (1970): Description of a new species of *Cervus* from the Tsushima Islands, Japan, with a revision of the subgenus *Sika* based on clinical analysis. Bull. Nat. Sci. Mus. Tokyo **13**, 185–196.
Jeffrey, R. C. V.; Hanks, J. (1981): Body growth of captive eland *Taurotragus oryx* in Natal. S. Afr. Tydskr, Dierk **16**, 183–189.
Kiddie, D. G. (1962): The sika deer *(Cervus nippon)* in New Zealand. N. Z. For. Serv. Info. Ser. No. 44.
Linsdale, J. M.; Tomich, P. Q. (1953): A herd of mule deer – a record of observations made on the Hastings Natural History Reservation. Berkeley, Cal.: Univ. Cal. Press.
Lowe, V. P. W. (1967): Teeth as indicators of age with special reference to red deer *(Cervus elaphus)* of known age from Rhum. J. Zool. (London) **152**, 137–153.
McCullough, D. R. (1965): Sex characteristics of black-tailed deer hooves. J. Wildl. Manage. **29**, 210–212.
Moen, A. N. (1978): Seasonal changes in heart rates, activity, metabolism and forage intake of white-tailed deer. J. Wildl. Manage. **42**, 715–738.
Moen, A. N.; Severinghaus, C. W. (1981): The annual weight cycle and survival of white-tailed deer in New York. New York Fish and Game J. **28**, 162–177.
Ohtaishi, N. (1976): Developmental variation of the antlers of Japanese deer at Nara Park (Preliminary). Nara City: Kasuga Fund. pp. 107–128.
Ricker, W. E. (1975): Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bull. Fish. Res. Bd. Canada **191**, 1–382.
Riney, T. (1955): Evaluating condition of free ranging red deer *(Cervus elaphus)*, with special reference to New Zealand. N. Z. J. Sci. Technol., B. **36**, 429–463.
Tuinen, P. van; Robinson, T. J.; Feldhamer, G. A. (1983): Chromosome banding and NOR location in sika deer. J. Heredity **74**, 473–474.

Authors' addresses: Prof. Dr. George A. Feldhamer, Department of Zoology, Southern Illinois University, Carbondale, Illinois 62901; Dr. Jay R. Stauffer, Jr., School of Forestry, The Pennsylvania State University, University Park, Pennsylvania 16802; Prof. Dr. Joseph A. Chapman, Department of Fisheries and Wildlife, College of Natural Resources, Utah State University, Logan, Utah 84322, USA

Behavioural observations on the Argentinian pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus celer* Cabrera, 1943)

By J. Jackson

Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, San Luis, Argentina

Receipt of Ms. 1. 11. 1984

Abstract

Behavioural observations are reported on the endangered Argentinian subspecies of the pampas deer *(Ozotoceros bezoarticus celer)*. Data were collected between Septembers 1976 and 1979 from all four surviving populations, all located in the Pampas. Described are aspects of its maintenance, exploratory, agonistic and reproductive behaviour, play, mother-fawn relationships, and reactions to disturbance, fencelines and sympatric species. Various of the behavioural repertoires described parallel those of the North American white-tailed deer *(Odocoileus virginianus)*.

Introduction

The pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus* (= *Blastoceros bezoarticus* or *Odocoileus [Blastoceros] bezoarticus)*, once abounded throughout the natural grasslands of the South American subcontinent from about 10° to 40° South. Habitat destruction, overhunting, disease and possibly competition with introduced livestock have reduced its numbers across most of the former range (Jungius 1976). Cabrera (1943) distinguished three subspecies; the northern *(O. b. bezoarticus)* and central *(O. b. leucogaster)* forms figure in the indeterminate category of the Red Data Book (Thornback and Jenkins 1982), whereas the southernmost or Argentinian subspecies *(O. b. celer)* is recognized internationally as the most endangered deer in South America (Holloway 1975).

Apart from a preliminary study of the social behaviour of a semicaptive herd of nine *celer* (Bianchini and Perez 1972a), and another more detailed one of the captive population of *leucogaster* in West Berlin Zoo (Frädrich 1981), basic behavioural components have never been described for this species.

The aim of the present study was twofold. Firstly to generate information of relevance to safeguarding surviving groups of *O. b. celer* and secondly to document the behavioural repertoire of a subspecies in imminent danger of extinction. Although studies done were not exhaustive and are still partial, it is fundamental to report any observations on endangered Cervidae that contribute to understanding their biology and are of practical conservation value (Cowan and Holloway 1973).

I carried out this work in Argentina between Septembers 1976 and 1979 in connection with the International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources – World Wildlife Fund Project 1303.

Methods

I visited all four remaining populations of *O. b. celer* – three in the wild and one in semi-captivity. Observations were collected on foot and horseback, and from vehicles, boats and light-aircraft, depending on the locality and circumstances. In La Corona enclosure, a 6 m watch tower was

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5002-0107 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 107–116

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

available. Data were recorded wherever and whenever practicable, irrespective of time of day or weather. A 20 × 60 telescope and 8 × 50 binoculars were used. Although intensive observation sessions were completed, visits to study areas were not always made exclusively for that purpose; vigilance, maintenance and reconnaissance were effected concurrently. Apart from individually recognizable idiosyncracies of antlers or pelage, no marked specimens existed.

Study sites

Estancia La Corona (58° 21′ West; 35° 42′ South). In 1968/69, a 28 ha enclosure was stocked with wild-caught *O. b. celer* from the Bahía Samborombón (Jackson 1978; Jungius 1976). The deer were not actively managed or artificially fed and were shy despite being captive-bred. Numbers present fluctuated between 20–25 head. Visits were made on 105 dates and information amassed from 1516 sightings (one sighting = one animal seen on one occasion).

Bahía Samborombón (57° 30′ West; 36° 00′ South). The barren marshland, forming the western coast of the Río de la Plata estuary, represents the last refuge of the pampas deer in Buenos Aires Province. It is a typical temperate saltmarsh ecosystem with meandering creeks and marismas with sparse grazing except on the small islets of higher ground and along watercourses. Estimated population in September 1976 was 40, distributed in several geographically isolated subgroups across 20 000 ha. Due to recent anti-poaching measures, the stock is recovering (Jackson and Langguth in press). Three hundred and twenty-five deer were watched on 166 dates.

Punta Médanos (57° 04′ West; 36° 52′ South). At the outset, a relict group of 15 animals survived in a residual coastal sand-dune system. Subsequent land development reduced available habitat and deer numbers by half. Twenty-two visits resulted in ten sightings.

San Luis. The only other known wild *O. b. celer* population inhabits a semi-arid zone of rolling, natural tussock grassland in the central Argentinian province of San Luis. The principal concentration of 200 head in the 30 000 ha estancia "La Travesía" (66° 00′ West; 34° 22′ South) were studied for twenty-one days and 197 deer observations made.

Results and discussion

Maintenance behaviour

When undisturbed, pampas deer often stayed on the feeding grounds to cud and rest, with a minimum spacing of 2 m between group members. Commonly, one individual remained standing or feeding nearby a resting herd. They utilized protected bedding sites during inclement weather, constant usage of which created well-marked "beds". During cold weather, resting places provided shelter from the prevailing wind and access to solar warmth. High temperatures and biting insects forced deer to seek shade. Considerable aggressive competition occurred for preferred sites.

When deer approached a resting place, they frequently scraped the ground with the forefoot before bedding. Once settled, they usually faced the direction from which they had come. The pungent smell typical of this species (Darwin 1839; Roosevelt 1914) lingered at favoured resting sites.

Pampas deer never relaxed in the dog-like stance of taruca *(Hippocamelus antisensis)* (Rose and Rees 1976) but instead favoured typical cervid poses. While standing, animals dozed for up to 60 s and slept laying down for a maximum of 180 s with the head held back across their flanks. Deer ruminated whilst standing but normally cudded whilst recumbent.

Upon rising, they tended to defecate near the bedding site, curling the tail up and over the back to reveal the white underside and anal areas. They voided droppings at intervals throughout the day, normally in well-defined groups.

Extensive self-grooming occurred. The hindleg served to scratch parts inaccesible to the tongue. On rising, they sometimes arched the back similar to mule deer *(Odocoileus hemionus)* (Geist 1966), stretched like canids, yawned, or shook vigorously when wet.

The normal urination stance was with the hind legs spread apart and a slight squat in males and a deeper one in females. Although pampas deer possess well-formed tarsal gland (Langguth and Jackson 1980; MacDonagh 1940), the habit of rub-urinating (Geist 1966; Hirth 1977; Müller-Schwarze 1971) was not observed.





Fig. 1. Male pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus celer,* in urinating stance

Shortly after dawn, individuals often stood still with the eyes half-shut for up to 300 s, reorientating themselves to get the maximum benefit of the sun's early rays. Sunbathing occurred in all classes of deer but prevailed amongst older specimens.

Deer commonly travelled in file. In mixed groups, dominant does preceeded subordinates, then followed subadult and adult bucks; fawns came after their dams.

Pampas deer fed at intervals during the day. They were selective grazers, seeking out new green growth and also taking forbs and seed heads of tall grasses. During droughts, they dug out roots with the forefoot.

O. b. celer were curious and confiding, quickly coming to investigate new objects or to watch men at work. A well-tried poaching method was to erect and hide near a flag, ready to shoot the deer when they approached to explore the new phenomenon. Such exploratory behaviour could be capitalized on by scientists wishing to attract this subspecies for observation, census or capture purposes. Similarly it implies that special antipoaching vigilance of workers is desirable as the deer do not always flee from their presence as might be expected.

Alarm reactions

The reactions of *O. b. celer* were recorded to a wide range of disturbances. The response elicited depended on the type, intensity and proximity of the danger but a general sequence could be identified.

Mild disturbance caused deer to stare, getting up if resting, and to adopt an upright stance. The head was directed towards the danger, the ears moved and the nose raised with the nostrils flared, testing the air. Maintenance of this posture optimized the receipt of visual, olfactory and auditory information, and when adopted in excess of ten seconds alerted other herd members. When the stimulus was visual yet partially obscured, deer peered to obtain a clearer view.

If the danger was distant, and not immediately identifiable, the animal walked a few paces and stamped with either forefoot. Both sexes uttered short, explosive snorts by expelling air through the nostrils. They alternated between turning the body broadside to the source of disturbance and then rotating to face it. This behaviour alerted conspecifics. Mild piloerection was sometimes visible.

The next progression was to stilting, a slow exaggerated walk with the legs lifted high and the hooves smacked onto the ground. The body-turning tendency persisted as did snorting and testing the air. The tail was raised in proportion to the display's intensity, and in its most pronounced form was curled and flared up and over the back to reveal the white underside.

These three reactions interphased and were often accompanied by herd members defecating or urinating.

Deer fled with a characteristic stiff-legged mechanical run with the tails raised up and over the back. The tail was not actively waved or flagged as in white-tailed deer, but the exaggerated swaggering gait wobbled it, drawing further attention to this sign stimulus.

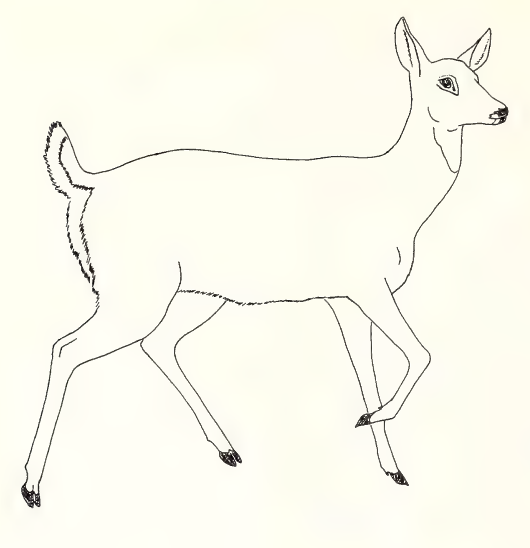


Fig. 2. Female pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus celer*, showing stilting alarm gait

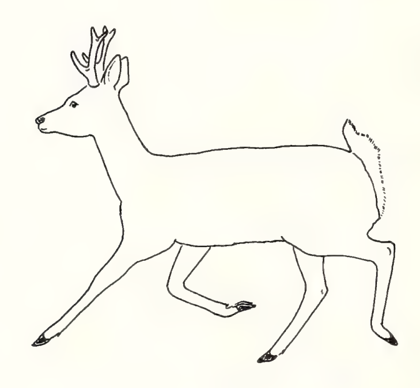


Fig. 3. Buck pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus celer*, illustrating stiff-legged run

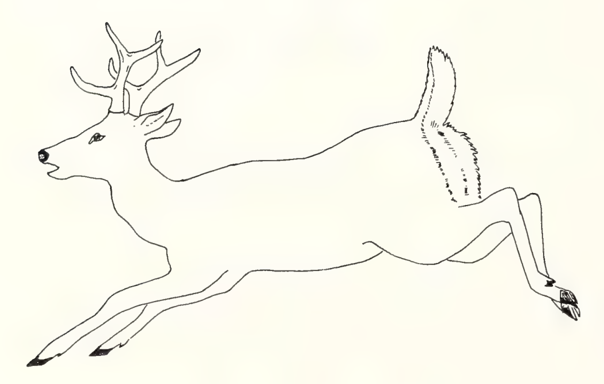


Fig. 4. Male pampas deer, *Ozotoceros bezoarticus celer*, bounding

They used this form of locomotion to cross open ground, and if the danger was not too close, forming a rough file. In mixed fleeing groups, does led followed by their respective fawns, with young males and lastly adult bucks at the rear.

In critical situations, or when fleeing in tussock grassland, the gallop or bound was preferred, again with the tailed flared over the rump. They sometimes escaped in line, but

since this gait was usually used when disturbed at close quarters, the tendency was to disperse in all directions with minimal group cohesion.

On bolting, animals often gave a short, sharp whistle, a more forceful expulsion of air than snorting. The strong odour of this species persisted at the site and was probably deposited from the rear interdigital glands during stamping or when the hind cleaves opened to give traction on fleeing (LANGGUTH and JACKSON 1981).

Pampas deer were never seen to stot or pronk as other ungulates do (DAGG 1973).

The reactions of this species to disturbance closely parallels that described for white-tailed deer (THOMAS et al. 1965).

When danger appeared suddenly and very close, and deer were in cover, or when it was distant and they were already well concealed, animals avoided detection either by freezing if on foot, or by laying prostrate if recumbent. Neonates remained absolutely motionless, with the ears back, relying on their dappled pelage to escape notice. Three different lone does fled at a gallop but with the heads and tails down. Twice, mature females surprised in rank grassland attempted to crawl or slink away undetected.

WHITEHEAD and ANCHORENA (1972) stated that pampas deer try to avoid detection in the open by freezing too but I never noted this trait. Once a buck bolted, ran 40 m to where another laid concealed and ousted it, the second fleeing and the first occupying the others refuge.

As DARWIN noted (1839), deer were nervous of mounted horses even in places where they were not persecuted and saw riders daily. Their reaction to people on foot depended on the local degree of poaching. The easiest way to approach deer was in a slow-moving vehicle. They took little notice of spotting planes flying above 50 m, but fled into cover during low-level runs.

Reactions to fencelines

Large-scale land enclosure commenced in the Pampas during the late 1800s, since when a universal network of seven-strand high-tensile wire fences has dissected the region. These barriers could have disrupted the native ungulates behavioural patterns, thereby accelerating the population decline. Pampas deer were observed crossing fencelines only twice, both times adults passing with great difficulty through the central wires. Whereas other deer species prefer to go under fences, often utilizing irregularities of terrain to form passes, I could find no evidence that pampas deer adopted such tactics. All individuals spotted adjacent to fences were markedly over-excited.

In La Corona enclosure, young fawns twice bolted into the boundary fence, and trials with a fixed-position, low, two-strand electric fence were abandoned after a month since deer constantly collided with it.

Since pampas deer did not easily negotiate present fence styles, modified structures or passes such as those used in North America on pronghorn antelope *(Antilocapra americana)* range (YOAKUM et al. 1980) were proposed as a conservation measure.

Social behaviour

Even when formerly numerous, *celer* lived in small mixed groups, rarely exceeding five or six animals (CABRERA and YEPES 1940; DARWIN 1839). They continue to do so today (JACKSON and LANGGUTH in press). Larger aggregations occasionally formed on common feeding grounds such as burnt areas but were loose temporal associations in which distinguishable social subgroups existed.

Wild herds appeared fluid in size and composition. Individuals, notably adult bucks, were observed to move freely between groups at any season. Mature males mixed with does yearlong. No evidence existed of habitat repartition by sex or age. BIANCHINI and PEREZ (1972a) reported home range and territory formation in the semi-captive *celer*

population at La Corona but supplied few other details. This aspect of behaviour could not be adequately investigated in the actual study.

Contact

Mutual grooming was frequently watched between females and their offspring and once between non-equal antlered bucks. Grooming sessions lasted from 5 to 150 s. Attention was directed to the neck region and was preceeded by the pairs touching noses.

This act was seen when an arriving animal approached another already feeding or resting, and they raised heads to touch noses or nasal areas for several seconds. Mutual grooming often followed and the newcomer stayed with its conspecifics. This naso-nasal greeting occurred between females:fawns, bucks:fawns, and adults of the same and different sex and social ranking.

Pampas deer have a paired sebaceous gland in the vestibulum nasi. A flattened oval sac, some 15 by 25 mm, lies on either side of the nose, beneath the skin on the border between the white muzzle and the darker adjoining hair. Each sac opens via a short single duct onto the rim of its respective nostril. The contrasting colour pattern focusses attention on the area overlaying the glands which in *Ozotoceros* play a role in greeting or individual recognition (LANGGUTH and JACKSON 1980).

Similar behaviour was reported by GEIST (1963) in moose *(Alces alces),* who termed it naso-nasal testing, and in white-tailed deer by HIRTH (1977).

Once, an adult male approached a recumbent doe, sniffing her forehead intently for five seconds before moving off. The significance of this act was uncertain but the region might be glandular as in roe *(Capreolus capreolus)* (SCHUMACHER 1936; KURT 1968), mule (MÜLLER-SCHWARZE 1971; QUAY and MÜLLER-SCHWARZE 1970) and white-tailed deer (ATKENSON and MARCHINTON 1982; HIRTH 1977).

Maternal

After a seven month gestation (FRÄDRICH 1981), pampas deer bear a single dappled fawn. In *celer,* births occur yearlong but are concentrated in spring (JACKSON and LANGGUTH in press).

Parturition was never witnessed. Does with newborn were secretive, solitary and rested away from their young. Mothers seldom approached hidden offspring directly but by a roundabout route, mock-feeding, constantly alert and testing the wind. Fawns suckled for periods of 10 to 180 s in a reverse parallel position, sometimes with the tail curled up and flared. FRÄDRICH (1981) decribed how in West Berlin Zoo day-old fawns drank from the reclining mother and that the young suckled regularly for about four months.

Mother either nuzzled or licked the offspring's anal area to stimulate defecation and sometimes voided droppings themselves. Does groomed fawns extensively. One young stood beneath its dam, rubbing its back vigorously against her chest and belly.

Fawns first ingested plant material when 4 to 6 weeks of age; they also consumed quantities of soil. By two months of age, they regularly grazed with the mother and other deer, but still tended to bed seperately. Fawns uttered a bleat-like call, apparently as an indication of distress. This was only heard when a young animal became seperated from the doe and elicited a searching response by her.

Mothers actively defended young against predators. Defence of neonates by the female was observed seven times, on five occasions towards humans, once towards a feral cat and once against a grey fox *(Duscicyon gimnocercus).* The does stamped the forefeet, as in the alarm sequence, and stood their ground to these potential predators when about 15 m from the hidden offspring. When observers were 30 m from fawns, dams began circling the area, feigning feeding. On closer approach, the females tried to draw attention away or buzzed

the man, repeatedly running close to him in the head stretched aggressive pose. One doe attacked physically, rushing at the author from behind to barge with the shoulder and butt with her head against his legs.

BIANCHINI and PEREZ (1972a) and FRÄDRICH (1981) reported similar protective maternal behaviour in this species.

Play

This was witnessed six times. On three occasions, young fawns gamboled in wide circles around their mother or static objects, making sudden changes in direction. Two does and a fawn pursued one another in a form of tag in which the order changed frequently. A young antlered male chased pigeons *(Columba livia)* for five minutes, trotting towards the flock which then scattered to resettle nearby. This was repeated four times before they finally flew off. A fawn acted similarly with a group of hares *(Lepus capensis).* Animals also sometimes ran haphazardly, shaking their heads in a beserk manner because of mosquitoes, tabanids and bot flies. FRÄDRICH (1981) described various forms of play. During running games, his fawns held the tail upright which was not the case in the few observations I made.

Agonistic behaviour

Various intergrading aggressive actions were distinguished, each posture conveying a different level of hostile intent. Without marked animals, it was hard to study leadership or dominance, but a definite social hierarchy existed, maintained by aggressive-submissive encounters, although no quantitative data could be collected to substantiate this.

Glare

The aggressor stood with the neck erect, head drawn back and chin pulled in, and stared directly at the adversory. Occasionally the ears were dropped flat along the neck. This low-intensity posture was probably employed more frequently than realised, often only being evident after the second animal responded submissively.

Head low threat and chase

In the commonest observed form of aggression, the head and the neck were lowered towards the adversory, with the ears back as in the glare. This posture was accompanied by a short chase. This action corresponds to the "hard look" of white-tails (THOMAS et al. 1965).

Strike and barge

An adult doe struck an yearling female a single hard blow with the forefoot on the shoulder when the other crossed directly in front of her whilst grazing. One mature female intentionally barged another, hitting her a tangential blow in the left rump with the left shoulder. The aggressee retreated in a submissive trot. Rearing or flailing were never noted although a hand-reared animal boxed with its owner, standing on its hind legs and slashing with the forefeet.

Antler present threat

Males nodded their heads, with the ears back and dropped, to present their antlers to non-antlered deer which reacted submissively. Subordinate bucks in hard rack also moved away unless this gesture comprised part of sparring. Twice does threatened unrelated fawns by a mock butt, analogous to the antler present threat.

Submission

When aggression was of low intensity, the subordinate changed activity by looking away, reflexed the ears back and up, or turned its head to expose the neck, often also commencing self-grooming or feigning grazing. Aggressees normally fled with the ears back, head lowered and tail tucked under in response to serious agonistic threats.

FRÄDRICH (1981) noted footstamping, striking with the forefoot, and head-low and antler present threats as common forms of aggression amongst captive *leucogaster*. Also described were a circling, goose-stepping gait, nudging with the snout, pseudobiting, and rearing or flailing. Submissive subadults of both sexes and adult does sometimes suddenly laid down, and stretched the neck and head out in front, repeatedly placing the neck on the ground (FRÄDRICH 1981). I never saw this in *O. b.celer*, possibly because behavioural differences may exist between cervid subspecies (COWAN and GEIST 1961), or because agonistic acts occur more frequently and with greater complexity under zoo conditions than in the low density populations of *celer* studied.

Reproductive behaviour

In the Pampas region, this species is a seasonal breeder. The majority of fawns are spring-born. A synchronized antler cycle exists. Antlers are shed in mid winter, regrowth starts immediately and racks are clean by early summer. Rutting activity is concentrated in, but is not exclusive to, late summer and autumn (JACKSON and LANGGUTH in press). The following types of reproductive behaviour were observed.

Antler rubbing and thrashing

This was studied 22 times. Twice, bucks with antlers fully grown yet still in velvet, lightly thrashed clumps of dry grass, an action distinct from the rubbing used to accelerate shedding of dried velvet. Males in hard rack thrashed grass or reed tussocks and small shrubs. Bucks with antlers festooned with vegetation were seen occasionally. More intense displays involved them rubbing the antler bases or coronets and forehead on vegetation, but only once was the suborbital gland region employed too. The most frenzied exhibitions were characterized by scraping the ground with the forefoot, accompanied by urinating, curling the tail up and over the back, and rarely by defecation too.

Scraping was mentioned by BIANCHINI and PEREZ (1972a) and thrashing and scraping with urination by FRÄDRICH (1981). He also reported that in *leucogaster*, the tail may be obliquely raised and moved quickly from side to side.

Sparring and fighting

This was frequent between all classes of bucks in the prerut. Non-equal animals often sparred and contests were commonly initiated by young males against mature ones. A behavioural sequence existed but was seldom adhered to. The aggressor approached a rival, nosetouching occurred and the antler present threat was given. They might then touch the tips of the antler tines gently before locking antlers to push back and forth, twisting and turning for up to 180 s. After sparring bouts ended, vanquished animals were not pursued and often challenged the same or nearby bucks.

Three pairs of males in velvet touched noses and antler tips before halting and resuming other activities. On three distinct opportunities, after giving the antler present threat, pairs of hard-antlered animals did not engage but turned to walk slowly parallel in an upright stance for 10 to 30 m, at a distance of one metre apart; twice they then refaced one another, presented antlers and sparred whilst the other time they simply moved apart. This

behaviour is not analagous to the "sidle" where white-tails approach one another broadside (THOMAS et al. 1965).

When an invitation to spar was not accepted, aggressors might gently prod the other with the antlers in the face or shoulder to stimulate an engagement.

The distinction between sparring and fighting was a fine one. Vigorous encounters were witnessed between equal bucks and were characterized by their ferocity and by the winner pursuing the loser a short distance.

Young bucks sometimes practised mock fights alone, lowering their antlers towards large isolated grass tussocks, twisting and turning their bodies yet scarcely moving the head as if locked in combat. This displacement activity was quite distinct from thrashing and no contact was made with the vegetation.

Courtship

There was no evidence of territorial reproductive behaviour or harem formation in this race. Up to three bucks harried a receptive doe. Males approached oestrous females with the head and neck lowered, chin slightly raised and ears back. This posture resembled the head-low threat but was slower with a higher stance. If the doe did not flee, the buck neared at a walk and followed her, attempting to scent or lick the vulva. Bucks showed nostril dilation, flehmen and licked the nose. Responsive does were pursued in courtship chases over several hundred metres. Dominant males followed females closely, sporadically turning to threaten pursuing subordinates. Does never urinated during chases.

Neither attempted mounting, copulation nor post-copulatory acts were seen. Males in velvet also courted oestrous does outside the peak rutting season. No vocalization was heard, but low, faint sounds could easily be missed. Pampas deer did not dig rutting pits or wallow.

These observations are similar to those of FRÄDRICH (1981) except that he noted urination during courtship.

Interspecific relations

BIANCHINI and PEREZ (1972b) state that pampas deer never mix or associate with livestock, infering that introduction of domestic animals displaced the native cervid into suboptimal habitats, of low grazing value, thus contributing to its near extinction. In contrast, my findings were that deer took little notice of other ungulates and vice versa. They regularly grazed close to cattle and horses and bedded near bovids in thorn scrub in San Luis. Occasional deer there were reported living with flocks of sheep and goats. Only in the Bahía Samborombón, where grazing was confined to islets and copses, did *celer* appear to avoid feral pigs. Deer fed close to European hares and to ñandú *(Rhea americana)*. Competition by exclusion is not an important limiting factor between pampas deer and the sympatric species mentioned here.

Acknowledgements

The generosity, hospitality and encouragement of a great number of people and organizations in Argentina is gratefully acknowledged, especially the following: Señores M. DE ANCHORENA, J. J. BIANCHINI, A. BORDEU, A. CALVELLA, C. GALVÁN, M. QUIROGA, G. STAUDT, the Direcciones de Recursos Naturales of Buenos Aires and San Luis provinces, and the Fundación Vida Silvestre Argentina. Their support made this study possible.

Work was financed by the World Wildlife Fund under the auspices of IUCN/WWF project 1303.

ROSALINE EADE kindly translated German papers.

Zusammenfassung

Verhaltensbeobachtungen am argentinischen Pampashirsch
(Ozotoceros bezoarticus celer Cabrera, 1943)

An allen vier noch in der Pampa vorhandenen Populationen der bedrohten argentinischen Unterart des Pampashirsches (*Ozotoceros bezoarticus celer* Cabrera, 1943) wurden von September 1976 bis 1979

Verhaltensbeobachtungen angestellt. Sie befassen sich mit Aspekten des Managements, des Erkundungs-, Kampf- und Fortpflanzungsverhaltens sowie mit dem Spiel, den Mutter-Kind-Beziehungen und Reaktionen auf Störungen, Einzäunungen und Begegnungen mit anderen Tierarten.

References

Atkeson, T. D.; Marchington, R. L. (1982): Forehead glands in white-tailed deer. J. Mammalogy **63**, 613–617.

Bianchini, J. J.; Perez, J. C. L. (1972a): El comportamiento de *Ozotoceros bezoarticus celer* Cabrera en cautiverio. Acta zoológica Lillioana **39**, 5–16.

— — (1972b): Informe sobre la situación del ciervo de las pampas – *Ozotoceros bezoarticus celer* Cabrera, 1943 – en la Provincia de Buenos Aires. Acta zoológica Lillioana **39**, 149–157.

Cabrera, A. (1943): Sobre la sistemática del venado y su variación individual y geográfica. Rev. Mus. La Plata (N. S.) **3**, 5–41.

Cabrera, A.; Yepes, J. (1960): Los mamíferos sudamericanos. Buenos Aires: Ediar.

Cowan, I. McT.; Geist, V. (1961): Aggressive behavior in deer of the genus *Odocoileus*. J. Mammalogy **42**, 522–526.

Cowan, I. McT.; Holloway, C. W. (1973): Threatened deer of the World: conservation status. Biol. Conserv. **5**, 243–250.

Dagg, A. I. (1973): Gaits in mammals. Mammal Rev. **3**, 135–154.

Darwin, C. (1839): Narrative of the surveying voyages of His Majesty's ships Adventure and Beagle, between the years 1826 and 1836, describing their examination of the southern shores of South America, and the Beagle's circumnavigation of the globe. London: Henry Colburn.

Frädrich, H. (1981). Beobachtungen am Pampashirsch, *Blastocercus bezoarticus* (L., 1758). Zool. Garten N. F. **51**, 7–32.

Geist, V. (1963): On the behavior of the North American moose (*Alces alces andersoni* Peterson, 1950) in British Columbia. Behaviour **20**, 377–416.

— (1966): Ethological observations on some North American cervids. Zool. Beiträge **12**, 219–250.

Hirth, D. H. (1977): Social behavior of white-tailed deer in relation to habitat. Wildl. Monogr. **53**, 1–55.

Holloway, C. W. (1975): Threatened deer of the World: research and conservation projects under the IUCN programme. Deer **3**, 428–433.

Jackson, J. (1978): The Argentinian pampas deer or venado *(Ozotoceros bezoarticus celer)*. In: Threatened Deer. Morges: IUCN Publications. Pp 33–45.

Jackson, J. E,; Langguth, A. (1984): Ecology and status of the pampas deer in the Argentinian Pampas and Uruguay. In: Biology and Management of the Cervidae. Ed. by C. Wemmer. Washington: Smithsonian Institute (in press).

Jungius, H. (1976): Status and distribution of threatened deer species in South America. In: World Wildlife Yearbook 1975–76. Ed. by P. Jackson. Morges: World Wildlife Fund. Pp 203–217.

Kurt, F. (1968): Das Sozialverhalten des Rehes *Capreolus capreolus* L. Eine Feldstudie. Mammalia depicta. Hamburg and Berlin: Paul Parey.

Langguth, A.; Jackson, J. (1980): Cutaneous scent glands in pampas deer *Blastocercus bezoarticus* (L., 1758). Z. Säugetierkunde **45**, 82–90.

Macdonagh, E. J. (1940): La etología del venado en el Tuyú. Notas Mus. La Plata **5**, 47–68.

Müller-Schwarze, D. (1971): Pheromones in black-tailed deer *(Odocoileus hemionus columbianus)*. Anim. Behav. **19**, 141–152.

Quay, W. B.; Müller-Schwarze, D. (1970): Functional histology of integumentary glandular regions in black-tailed deer *(Odocoileus hemionus columbianus)*. J. Mammalogy **51**, 675–694.

Roe, N. A.; Rees, W. E. (1976): Preliminary observations of the taruca (*Hippocamelus antisensis*: Cervidae) in Southern Peru. J. Mammalogy **57**, 722–730.

Roosevelt, T. (1914): Through the Brazilian wilderness. London: John Murray.

Schumacher, S. (1936): Das Stirnorgan des Rehbockes (*Capreolus capreolus capreolus* L.), ein bisher unbekanntes Duftorgan. Z. mikr. anat. Forsch. **39**, 215–230.

Thomas, J. W.; Robinson, R. M.; Marburger, R. G. (1965): Social behavior in a white-tailed deer containing hypogonadal males. J. Mammalogy **46**, 314–327.

Thornback, J.; Jenkins, M. (1982). The IUCN mammal red data book, part 1. Gland, IUCN.

Whitehead, G. K.; Anchorena, M. de (1972): Operation pampas deer. Country Life 596.

Yoakum, J.; Dasmann, W. P.; Sanderson, H. R.; Nixon, C. M.; Crawford, H. S. (1980): Habitat improvement techniques. In: Wildlife Management Techniques Manual. Ed. by S. D. Schemnitz. Washington: The Wildlife Society. Pp 329–404.

Author's address: Dr. John Jackson, Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Casilla de Correo 17, 5730 Villa Mercedes, San Luis, Argentina

Inter- and intra-sexual segregation of chamois *(Rupicapra rupicapra)* by altitude and habitat during summer

By C. C. Shank

Abteilung für Wildforschung und Jagdkunde, Forstwissenschaftliche Fakultät, Universität München

Receipt of Ms. 18. 12. 1984

Abstract

Studied the late summer distribution patterns of chamois *(Rupicapra rupicapra)* in the Bavarian Alps for purposes of quantitatively describing dispersion and habitat use of female groups, male groups and solitary males and for examining reasons for segregation. Observed groups were classified by group type, elevation and habitat type. Forage plant biomass was determined for the major habitat types by clipping 0.1 m^2 quadrats. Female groups occupied the highest elevations. The mean elevation of occupation was the same for solitary males and male groups but solitary males used a wider range of altitudes. Single males were least selective of habitat type and male groups were most selective. Food quality and quantity was found to be positively correlated with elevation. The hypothesis that males exclude females from better foraging areas is therefore rejected. A model based on conflicting demands for forage and solitude is presented to explain between-population differences in distribution patterns of solitary males. Where food is abundant and population density high, solitary males are predicted to concentrate at lower elevations and not overlap widely with other social classes. Where food is abundant but population density is low, solitary males are predicted to occupy a broad range of altitude zones and overlap extensively with other chamois.

Introduction

One of the most poorly understood aspects of ungulate behaviour concerns why so many social ungulates exhibit marked spatial segregation of the sexes and of male age-classes outside of the rutting season. Many plausible explanations have been advanced for these phenomena (e.g. Geist and Petocz 1977; Geist and Bromley 1978; Clutton-Brock et al. 1982).

Chamois *(Rupicapra rupicapra)* exhibit a complex dispersion pattern with three distinct groups types evident during the summer each occupying separate but overlapping ranges. Female groups, containing adult females, kids, and yearlings, generally occupy higher altitude alpine habitats. Male groups, comprised mainly of young males, occupy mid-elevations both above and below timberline. Lastly, fully mature, prime males remain alone and quite sedentary and occupy a range of elevations from high alpine to low altitude deciduous forests bordering cultivated fields. There is lack of agreement whether these solitary males are territorial during summer (Kramer 1969; Schröder 1971). Understanding the causality of this general pattern is complicated by the often striking differences between populations.

I studied the late summer distribution of chamois *(Rupicapra rupicapra)* in the Bavarian Alps for the purposes of quantitatively describing dispersion and habitat use of group types and for testing the hypothesis that solitary males exclude other population members from the best feeding areas.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5002-0117 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 117–125

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

The study area

The study area was the Kühalpenbach Valley; a side valley of the longer Graswang Valley located 100 km south of Munich in the Ammergauer Mountains. The topography varies from cliff-rimmed, high alpine cirques to gently sloping spruce and mixed spruce-beech-fir forest. The study area is approximately 625 ha in vertically projected area and varies in elevation from 1,000 to 1,943 m. A more detailed description of the general area is found in v. ELSNER (1980, 1982).

The study area has a long history of domestic stock pasturing and forestry. It has long been a favoured royal hunting area and 'Hege', the German concept of intensive game management, has been practiced for many years (HIECKE et al. 1981). In medieval times, the high elevation forest was cut-over to provide sheep, goat and cattle pasture thereby permanently altering the timberline. With the relaxation of grazing pressure in the past century, many of the Alps have reverted to 'Latschen'; a disclimax, snow resistent, recumbent pine *(Pinus mugo)*. There have been virtually no natural chamois predators in the study area for more than a century. At present, approximately 30 cattle are pastured in the valley from July to early October mostly in the forest openings and in meadows near timberline. Logging is on a small scale with cut-over areas allowed to naturally regenerate. Regular winter-feeding of red deer *(Cervus elaphus)* was instituted in the 19th century and currently maintains the species at high density resulting in heavy pressure on the forest ground vegetation. During the summer months, the valley is a popular hiking area.

The number of chamois using the study area, but not totally contained within it, was estimated at 150–250. Approximately 20 animals are shot yearly by the local professional hunter (Berufsjäger) and his officially-guided guest hunters. The history of hunting in the immediate area is reviewed in HIEKE et al. (1981).

Methods

To document chamois distribution, the study area was repeatedly traversed on foot between 27 July and 10 October, 1981. During these walks, 151 groups were classified by type, located on a 1:25,000 scale topographic map (Map No. 8432, Bayerisches Landesvermessungsamt, München). Use of an altimeter improved the accuracy of the location by allowing one certain 'fix'. Each day's walking route was marked on the map. Sightings were grouped into 100 m elevation intervals.

The study area was classified into seven different habitat types; 'Latschen', scree, cliffs and rock, forest, clear-cuts and their edges, meadows ungrazed by domestic animals, and meadows grazed by cattle. The relative proportions of these habitat types were determined by placing a regular dot grid over the map.

Expected habitat use was calculated for each habitat type as the sum, over all elevations, of the occupation of each elevation zone by a group type multiplied by the proportion of that habitat found at each elevation:

$$E_{gi} = \sum_{e=1,8} (P_{ge} \times H_{ie})$$

where E_{gi} = expected proportion of use by group type g of habitat type i, P_{ge} = proportion of group type g found in elevation zone e, and, H_{ie} = proportion of habitat type i in elevation zone e. This index implies that habitat choice is made solely within elevation intervals. It is therefore a conservative index of choice; that is, if elevation zones are partially chosen because of the availability of a particular habitat type, then choice is greater than reflected by the index.

Strength of habitat preference or rejection was calculated as:

$$P_{gi} = \frac{O_{gi} - E_{gi}}{E_{gi}}$$

where P_{gi} = the preference for habitat type by group type g, and where O_{gi} = the observed percentage of use of habitat type i by group type g. This index varies between -1 and $+\infty$.

Determinations of forage plant biomass were made in major habitat types by clipping herbaceous material from 20 × 50 cm (0.1 m^2) quadrats placed 5 m apart along a tape laid parallel to the slope. Samples were oven-dried at 60 °C for 18 h and weighed to the nearest 0.1 g.

An index of food quantity at a given elevation (Q_e) was calculated as:

$$Q_e = \sum_{i=1,6} (H_{ie} \times B_i)$$

where Q_e is an index of good quantity at elevation e, H_{ie} is the proportion of habitat i at elevation e, and B_i is the mean biomass per m^2 in habitat type i.

To examine relative densities between altitude zones, I calculated as an index of density, the number of individual animals seen per 100 m that I walked within each 100 m elevation zone. Below

timberline, visibility is fairly uniform and the results are comparable between elevation zones. Above timberline, the open slopes afford high visibility and greater ease in sighting animals. Consequently, the analysis was restricted to individuals observed below timberline.

In all statistical tests, the 5 % level of probability was defined a priori as representing significance.

Results

Spatial distribution of group types

Male groups were most often seen in the gently sloping forest near the head of the valley and female groups were usually encountered near or above timberline in a crescent-shaped area around the entire valley. By contrast, single males were not concentrated in any particular environment or site but were found distributed throughout the entire study area.

Figure 1 represents a frequency distribution of the three group types' occupation of 100 m elevation zones. It shows that the mean elevation of occupation of single males (1424 m) and male groups (1440 m) is essentially identical whereas the mean elevation of female groups (1626 m) is much higher. However, there are obvious differences between single males and male groups. Single males occupy both the highest (1750–1850 m) and lowest (1150 m) elevation zones whereas male groups were found in neither. The coefficient of variation for single males (10.4) is higher than for male groups (7.8) indicating that male groups are more concentrated in the mid-elevation zones.

The variety in elevations occupied by the three group types can be expressed by the Shannon-Wiener index of diversity (POOLE 1974, p. 391). Diversity of elevation occupation was 1.7 for single males, 1.4 for male groups, and 1.1 for female groups. Single males were significantly different in elevation diversity than male groups ($t = 2.007$, d.f. = 89) and female groups ($t = 2.933$, d.f. = 40) but the elevation diversities of male groups and female groups were not significantly different ($t = 1.531$, d.f. = 49). Single males were more evenly distributed over all elevations than were male groups and female groups.

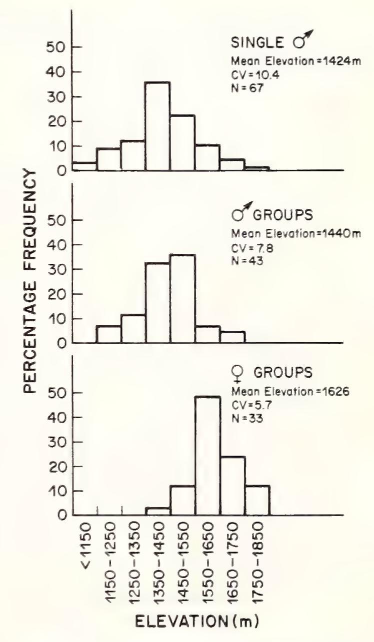


Fig. 1. Percentage of single males, male groups, and female groups observed at 100 m elevation intervals. CV = coefficient of variation around mean elevation of occupation

Habitat availability and choice

Throughout the entire study area, forest was by far the most common habitat type (49 %) followed by 'Latschen' (22 %) and cliffs-rock (12 %) (Fig. 2). The proportions of habitat types varied widely with elevation (Fig. 2). Figure 3 presents the pattern of habitat use exhibited by the three group types. Single males were most often observed in the forest, male groups in and around clear-cuts and female groups were most commonly seen in the 'Latschen'. The only habitat type used more than 20 % of the time by all group types was the 'Latschen'. The pattern of habitat use (Fig. 3) was significantly different between all group types (single male vs. male group, $\chi^2 = 61.3$; single male vs. female group, $\chi^2 = 217.5$; male group vs. female group, $\chi^2 = 404.9$, all with 6 d.f.).

Fig. 3 shows that 'Latschen' was preferred and forest was avoided by all group-types. Chi-square values comparing the observed and the expected are 33.9 for single males, 288.0

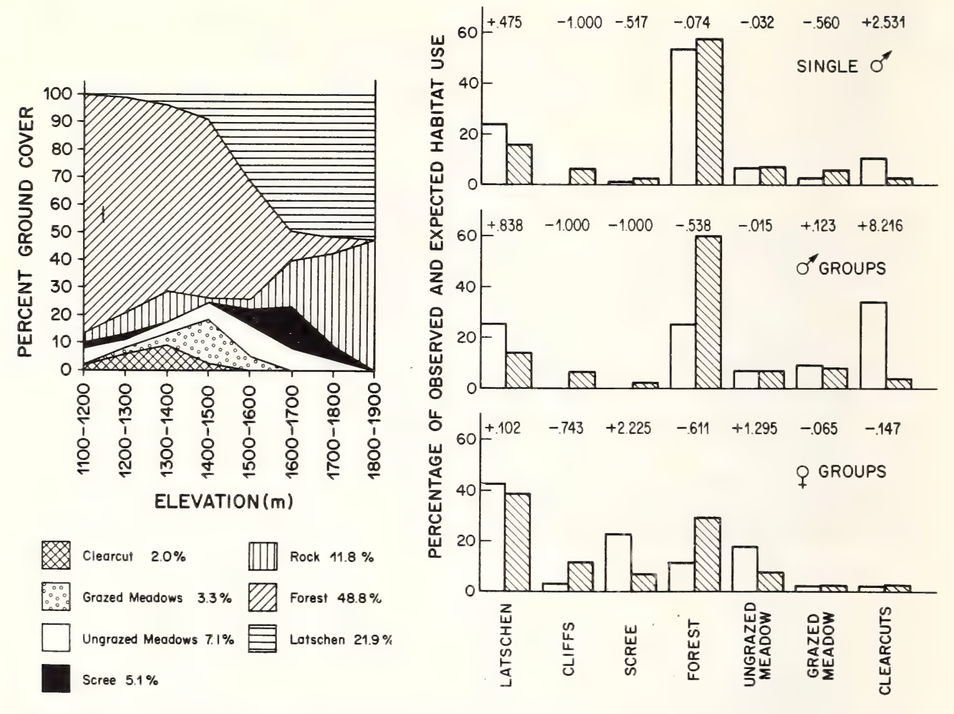


Fig. 2. Percentage ground cover of 7 different habitat types at 100 m elevation intervals. – *Fig. 3.* Observed and expected use of 7 habitat types by single males, male groups, and female groups. Open bars are observed percentage use; diagonally shaded bars are expected percentages. See text for method of calculating expected use. The number above the bars represents the strength of habitat preference or rejection (−1 to +∞). See text for method of calculation

for male groups, 288.0 for male groups, and 65.9 for group females (all with 6 d.f.). The differences are all statistically significant and suggest that single males are the least selective of habitat within their chosen elevation of occupation and male groups are by far the most selective. The high degree of choice exhibited by male groups arises primarily through avoidance of forest and attraction to openings.

Nutritional suitability of group ranges

The nutritional suitability of a range is composed of two aspects; food quality and food quantity. Atzler (1978) compared forage quality at three elevations in the Kühalpenbachtal (1040 m, 1350 m, and 1550 m) on eight occasions between May and October. He found dry matter and raw fibre contents to be negatively correlated with increasing elevation whereas most minerals, starch and raw protein all increased in content with increasing elevation. Between June and October, in vitro digestibility at 1550 m was found to be, on average 8.9 % higher than at 1040 m and 4.7 % higher than at 1350 m (paired t-tests on reported digestibilities; 1040 vs. 1350 m, $t = -16.58$; 1040 vs. 1550 m, $t = -6.65$; 1350 vs. 1550 m, $t = -4.81$; all with 5 d.f.; all significant, statistics by Shank). The quality of the forage in the study area would appear to increase with elevation. In North America, Johnston et al. (1968) and Hebert (1973) both report the same phenomenon and it is likely to be universal.

To examine whether forage quantity might be instrumental in elevation and habitat choice, I clipped the vegetation in 0.1 m^2 quadrats. Figure 4 presents the mean and

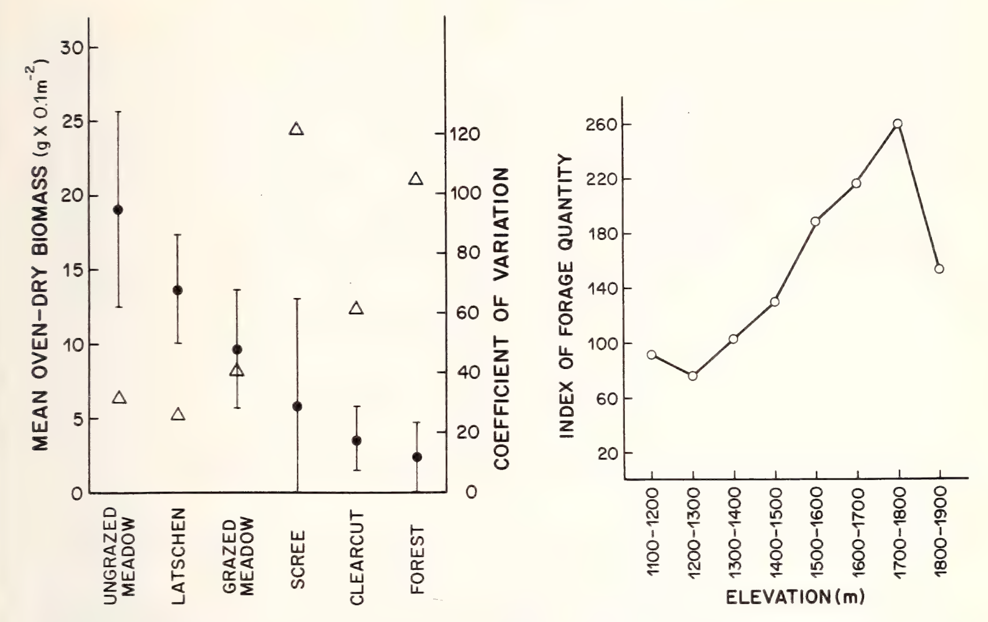


Fig. 4. Forage biomass (g · 0.1 m^2) in 6 habitat types (filled circles). The vertical bars represent standard deviations. The open triangles are coefficients of variation and are indicative of patchiness. – *Fig. 5.* Index of forage quantity at 100 m elevation intervals. See text for method of calculation

coefficients of variation of oven-dry biomass in the various habitat types. The figure shows that the open habitat types are the most heavily vegetated and generally the least patchily distributed (except scree).

Figure 5 presents Q_e, the index of food quantity and shows that greater plant biomasses are available to chamois at higher elevations except in the highest zone where barren cliffs predominate. Correlation coefficients were calculated between habitat use by the three group types (Fig. 3) and mean plant biomass in each habitat type (Fig. 4). For single males the correlation was −0.373 for male groups it was −0.383 and for female groups the coefficient was +0.446. None of these individual values is statistically different from zero but together they indicate a clear trend of biological significance; i.e., males trend to utilize habitat types with less food whereas females utilize habitats containing more food.

Density as a function of altitude

Figure 6 represents the index of chamois density at various elevations and shows a linear increase in density with increasing elevation. As mentioned above, this conclusion refers only to areas below timberline.

Discussion

The results suggest that single males are the most widely dispersed group type and occur most commonly throughout all elevation zones, in all portions of the study area and in all habitat types. Only single males occupy the lowest elevation zone. By contrast, male groups occupy primarily the mid-elevations and are the most limited group type with respect to dispersion and habitat occupation. Female groups occupy higher elevations than other group types but are widely dispersed within this zone. The degree of habitat choice

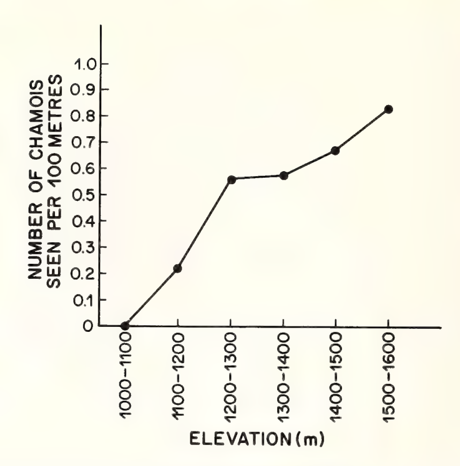


Fig. 6. Number of chamois seen per 100 m walked at 6 elevation intervals

exhibited by females is intermediate between single males and male groups. Population density appears to increase with elevation, at least below timberline.

It was hypothesized that the ecological and distributional differences between males and females, which are mostly attributable to differences in the elevation zones occupied, might be caused by intraspecific competition for limited food resources. Schröder (1971) presented data demonstrating that summer weight gains and rutting weight losses are far greater in males than in females and that these gains and subsequent losses increase in males up to age 6. It is therefore reasonable to expect that a male's rutting success and post-rut survival is dependent upon the adequacy of summer feed and that dominant males might exclude subordinate males and all females from the most favourable feeding areas. This hypothesis would accord well with Knaus and Schröder's (1975) suggestion that some males are territorial during the summer. If the food hypothesis is correct, one would expect to find better feeding conditions at lower elevations.

The summer forage resources available to female groups is superior in quality and quantity relative to that available to males. This is contrary to the hypothesis that males exclude females from the best feeding areas, as occurs in Downy Woodpeckers *(Picoides pubescens)* (Peters and Grubb 1983). It suggests either that males are altruistically allowing females to use the better areas (Geist and Petocz 1977; Watson and Staines 1978) or that males have requirements differing from those of females (Clutton-Brock et al. 1982).

Schröder (1971) presented data showing that single males in the Hochschwab Range (Steiermark, Austria) were distributed with mean elevations of occupation several hundred m lower than group-living males. Such a pronounced separation was not found in the Kühalpenbachtal (Fig. 1) although only single males occupied the lowest elevation zone and the single male frequency distribution was skewed toward lower elevations. Striking variation in patterns of range occupation and behaviour, both within and between populations, is common in chamois.

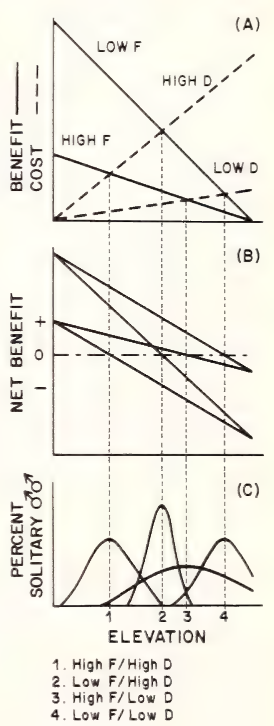
I herein propose that differences between areas in degree of segregation of solitary males from group males are explainable by reference to a simple and testable two-factor optimization model. The model assumes that single males choose an elevation of occupation which represents a compromise between requirements for adequate food resources and sufficient solitude. This "need for solitude" is hypothetical and purposely vague but appears to reflect the social intolerance and irritableness exhibited by single males (e.g. see Kramer 1969). The solitude requirement is not considered to be a trait in itself but as the

manifestation of underlying adaptations; perhaps a tendency to avoid energy-consuming social interaction.

The model assumes two conditions. First, that the quantity and/or quality of food resources is directly proportional to elevation. And second, that chamois distribute themselves vertically in densities roughly proportional to the availability and quality of food; that is, density is directly proportional to elevation (see FRETWELL and LUCAS 1970). Both of these assumptions are supported by the results presented above.

Figure 7A depicts the costs and benefits accruing to a single male by moving to a higher elevation under conditions of good and poor food and of high and low density. For example, if food is poor (LOW F), a male located at low elevation will gain a great deal in improved feeding conditions by moving to a higher location. However, if population density is high (HIGH D), a move to higher elevation will entail a high cost in reduced solitude. The elevation at which the male should settle is that at which costs and benefits cancel out (vertical dotted lines). Moving either up or down the mountain from this optimal elevation will result in a loss of net benefit.

Figure 7B depicts the difference between cost and benefit accruing to a single male by moving to a higher elevation. The optimal elevation is that at which there is no net benefit to moving higher. If the single male is located at an elevation higher than the optimal, by moving to a lower altitude he gains more in solitude than he loses in solitude. Conversely, if he is higher than the optimal, by moving uphill, he gains more



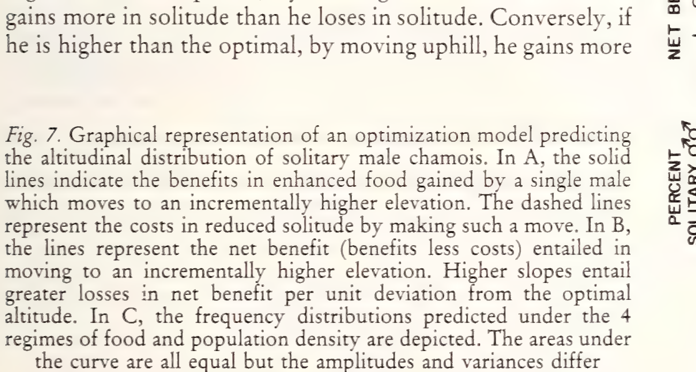


Fig. 7. Graphical representation of an optimization model predicting the altitudinal distribution of solitary male chamois. In A, the solid lines indicate the benefits in enhanced food gained by a single male which moves to an incrementally higher elevation. The dashed lines represent the costs in reduced solitude by making such a move. In B, the lines represent the net benefit (benefits less costs) entailed in moving to an incrementally higher elevation. Higher slopes entail greater losses in net benefit per unit deviation from the optimal altitude. In C, the frequency distributions predicted under the 4 regimes of food and population density are depicted. The areas under the curve are all equal but the amplitudes and variances differ

in food than he loses in solitude. The slope of the net benefit lines represent the increment in net benefit per unit elevation change. Where slopes are high, the single male loses more per unit deviation from the optimal than where slope are low. Hence, the variance in elevation zone occupation should be larger when the net benefit slopes are lower.

Figure 7C depicts the frequency distributions of elevation occupation by solitary males under the four combinations of food and population density. The model predicts that areas with distinct elevational separation between solitary and group-living males, such as the Hochschwab Range (SCHRÖDER 1971), should have dense populations of chamois on excellent range. By contrast, where solitary males overlap greatly with group-living males and occupy almost all elevational zones, such as in the Kuhalpenbachtal, range conditions should also be excellent but the population density relatively low. Where all chamois in the population inhabit only the best habitat, such as occurs in many low, forested mountains of central Austria, both population density and food resources are predicted to be poor. Under conditions of poor food and high density, the luxury of solitary-living might be

abandoned althogether and consequently, the predicted low-variance distribution at mid-altitude might never be in evidence.

This model is a priori in nature and must be tested to determine how well it accords with reality.

Acknowledgements

This research was carried out while I was the holder of an Alexander-von-Humboldt-Stiftung Fellowship at the Abteilung für Wildforschung und Jagdkunde, the University of Munich. My host, Prof. Dr. W. Schröder, his family, and the staff at the field station made my stay in Germany comfortable, informative and a great deal of fun. Dr. I. v. Schack tried to teach me German and prepared me for Germany. The Forstamt Oberammergau kindly provided permission to study the animals. Drs. Schröder, v. Schack, V. Geist, P. Kerlinger, B. Foster and J. Hamr all commented upon the manuscript.

Zusammenfassung

Inter- und intra-sexuelle Segregationen von Gemsen (Rupicapra rupicapra) im Sommer in Abhängigkeit von Höhenlage und Habitat

Die spätsommerliche Verbreitung von Gamswild *(Rupicapra rupicapra)* wurde in den Bayerischen Alpen quantitativ erfaßt. Man notierte Verbreitung, Höhenlage und Biotopauswahl der Geißen und Bockrudel sowie der einzelstehenden Böcke. Die Pflanzenmasse wurde für jeden wichtigen Biotop an Hand von 0,1 m^2 Quadraten, welche sorgfältig gemäht wurden, berechnet. Die Geißen hielten sich in den höchsten Höhenlagen auf. Die durchschnittliche Höhenlage der Standorte einzelstehender und rudelbildender Böcke war die gleiche, allerdings fand man einzelstehende Böcke über eine größere Höhenlage verstreut. Einzelgänger waren betreffs Biotop weniger wählerisch als Gamsböcke in Rudeln. Qualität und Quantität der Äsung waren positiv mit der Höhenlage korreliert. Die Hypothese, daß Böcke Geißen aus den besten Äsungsgebieten verdrängen, ist somit widerlegt. Es wird ein Modell besprochen, das auf dem Konflikt zwischen der Wahl besserer Äsung und der Wahl ruhiger Einstände fußt. Dort wo Äsung im Überfluß vorhanden und der Bestand sehr dicht ist, erwartet man, daß sich einzelne Böcke in den tieferen Höhenlagen aufhalten und sich nur wenig in ihren Standorten mit anderen Gemsen überschneiden. Ist die Äsung reichlich, aber die Populationsdichte gering, erwartet man, daß einzelne Böcke über eine breite Zone der Höhenlagen verbreitet sind, und daß sich ihre Standorte mit anderen Gemsen überschneiden.

Literature

Atzler, R. (1978): Schwankungen der Qualität der Bodenvegetation während der Vegetationszeit im Rothirsch-Untersuchungs-Gebiet Ammergauer Berge. Dipl.Arb., Abt. Wildforschung u. Jagdkunde, FB Forstwiss., Universität München.

Clutton-Brock, T. H.; Guinness, F. E.; Albon, S. D. (1982): Red deer: Behavior and ecology of two sexes. Chicago: Univ. Chicago Press.

Elsner v. der Malsburg, I. (1980): Zur Raumnutzung von Gams (*Rupicapra rupicapra* L.): Untersuchungen an einer Population in den Ammergauer Bergen. Inaugural-Diss., Naturw. – Math. Gesamtfakultät, Universität Heidelberg.

— (1982): Überleben im Hochgebirge: Eine Studie zur Raumnutzung von Gams. Z. Jagdwiss. **28,** 18–30.

Fretwell, S. D.; Lucas, Jr. H. L. (1970): On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. Acta Biotheor. **19,** 16–36.

Geist, V.; Bromley, P. T. (1972): Why deer shed antlers. Z. Säugetierkunde **43,** 223–231.

Geist, V.; Petocz, R. G. (1977): Bighorn sheep in winter: Do rams maximize reproductive fitness by spatial and habitat segregation from ewes? Can. J. Zool. **55,** 1802–1810.

Hebert, D. M. (1973): Altitudinal migration as a factor in the nutrition of bighorn sheep. Ph. D. Thesis, Univ. British Columbia, Vancouver, B. C.

Hieke, C.; Feldner, R.; Schröder, W. (1981): Jagdgeschichtliches aus den Ammergauer Bergen. 1981 Jahrbuch des Vereins zum Schutz der Bergwelt e.V. München **89,** 105.

Johnston, A.; Bezeau, L. M.; Smoliak, S. (1968): Chemical composition and in vitro digestibility of alpine tundra plants. J. Wildl. Manage. **32,** 773–777.

Knaus, W.; Schröder, W. (1975): Das Gamswild. Hamburg and Berlin: Paul Parey.

Kramer, A. (1969): Soziale Organisation und Sozialverhalten einer Gamspopulation der Alpen. Z. Tierpsychol. **26,** 889–964.

Peters, W. D.; Grubb, Jr., T. C. (1983): An experimental analysis of sex-specific foraging in the Downy Woodpecker, *Picoides pubescens.* Ecology **64,** 1437–1443.

Poole, R. W. (1974): An Introduction to quantitative ecology. New York: McGraw Hill.

SCHRÖDER, W. (1971): Untersuchungen zur Ökologie des Gamswildes (*Rupicapra rupicapra* L.) in einem Vorkommen der Alpen. Teil I u. II. Z. Jagdwiss. **17**, 113–168; 197–235.
WATSON, A.; STAINES, B. W. (1978): Differences in the quality of wintering areas used by male and female red deer *(Cervus elaphus)* in Aberdeenshire. J. Zool. **286**, 544–550.

Author's address: CHRISTOPHER C. SHANK, The Arctic Institute of North America, The University of Calgary, 2500 University Drive N.W., Calgary, Alta., Canada T2N 1N4

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

Tagesschlaflethargie bei der gelbfüßigen Breitfußbeutelspitzmaus, *Antechinus flavipes* (Marsupialia: Dasyuridae)

Von F. GEISER[1]

School of Biological Sciences, Flinders University, Bedford Park, Adelaide, Australia

Eingang des Ms. 16. 1. 1985

Körpertemperaturmessungen an der gelbfüßigen Breitfußbeutelspitzmaus, *Antechinus flavipes* (MORRISON 1965) zeigten nur kleine tägliche Schwankungen und veranlaßten TYNDALE-BISCOE (1973) zur Annahme, daß diese Art, im Gegensatz zu verschiedenen anderen

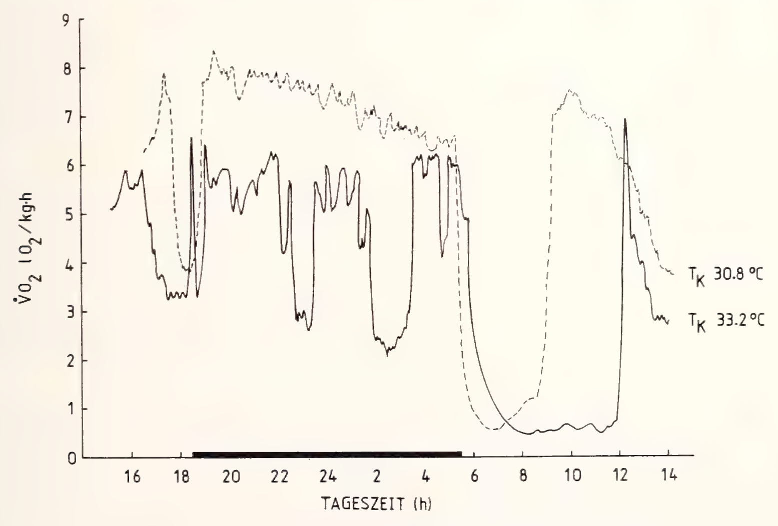


Abb. 1. Der Tagesverlauf des Sauerstoffverbrauchs ($\dot{V}O_2$) von *Antechinus flavipes* A (Gewicht 26 g) bei Umgebungstemperaturen von 17,1 (——) und 12,0 °C (– – –). Dunkelheit ist mit einem schwarzen Balken angezeigt. Körpertemperaturen (T_K) wurden am Ende der Experimente gemessen und sind in °C angegeben

[1] Diese Arbeit wurde durch ein Flinders University Research Scholarship gefördert.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5002-0125 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 125–127

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

kleinen Beutlerarten, nicht in Tagesschlaflethargie (Torpor) verfällt. Die Hypothese McNABS (1983) nach der alle kleinen Beutler (< 100 g) mit niederem Metabolismus in Torpor verfallen sollen, würde jedoch erwarten lassen, daß *A. flavipes* heterotherm ist. Welche der beiden Spekulationen zutrifft ist in diesem Artikel beschrieben.

Zwei weibliche *A. flavipes* (A, B) wurden im Winter in Südaustralien (100 km südlich von Adelaide) gefangen. Sie wurden an der Flinders University in einem Tiergehege mit natürlichen Temperaturschwankungen und natürlicher Photoperiode gehalten, Wasser und eine Mischung aus Hunde- und Katzenfutter waren zugänglich ad libitum. Die täglichen Schwankungen des Sauerstoffverbrauchs wurden mit einem Servomex OA 184 paramagnetischen Sauerstoffanalysator gemessen. Körpertemperaturen wurden rektal mit einem elektronischen Thermometer (Comark) gemessen. Für ausführliche Methoden: GEISER und BAUDINETTE (1985).

Abb. 1 zeigt die starken täglichen Schwankungen des Sauerstoffverbrauchs von A bei Außentemperaturen von 17,1 und 12,0 °C. Beide Messungen zeigen einen hohen Sauerstoffverbrauch in der Nacht während der Aktivitätsperiode, der zwischen 3 (Ruhe) und 6,5 (Aktivität) l O_2/kg·h bei 17,1 °C und zwischen 4 und 8,4 l O_2/kg·h bei 12,0 °C schwankte. Am Morgen verfiel A in Tagesschlaflethargie und der Sauerstoffverbrauch reduzierte sich, im Vergleich zu den Ruhewerten, um etwa 80 % auf 0,48 l O_2/kg·h (17,1 °C) und 0,57 l O_2/kg·h (12,0 °C). Die Torpordauer war 5,5 h bei 17,1 °C und 3,3 h bei 12,0 °C. Spontanes Erwachen wurde in beiden Fällen am Vormittag beobachtet. B wurde ebenfalls mehrfach in dieser Weise untersucht, doch verfiel dieses Versuchstier nicht in Torpor, obwohl es, im Gegensatz zu A, des öfteren im Tiergehege (Futter ad libitum) in Tagesschlaflethargie beobachtet wurde. Die Körpertemperaturen waren, obwohl die Außentemperaturen unter 10 °C abfielen, niemals unter 24 °C. Abb. 2 zeigt die Erwärmungsraten von B während des Erwachens aus der Tagesschlaflethargie.

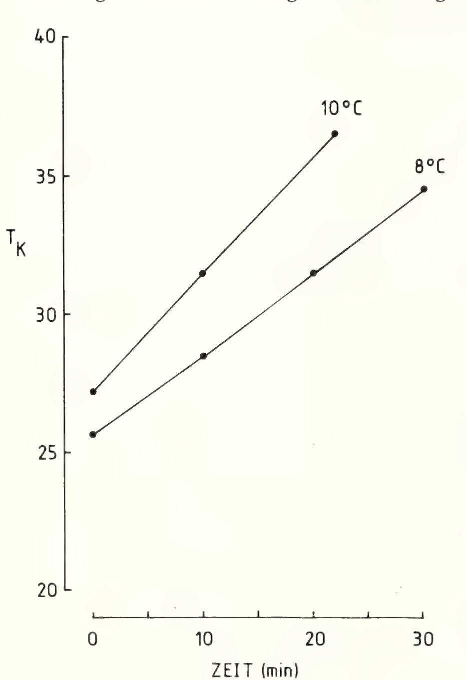


Abb. 2. Der Anstieg der Körpertemperatur (T_K) von *Antechinus flavipes* B (Gewicht 42 g) nach der Tagesschlaflethargie (Weckreiz) bei Umgebungstemperaturen von 10 und 8 °C

Antechinus flavipes ist eine weitere Beutlerart aus der Familie der Dasyuridae, die in Tagesschlaflethargie verfällt. Die Dauer der Torporphasen ist in Einklang mit Beobachtungen an anderen Dasyuriden (WALLIS 1982) jedoch viel kürzer als bei Pygmy Possums, Familie Burramyidae (GEISER 1985). Die Körpertemperaturen während der Tagesschlaflethargie von *A. flavipes* sind höher als bei drei Arten der Gattung *Sminthopsis* (GEISER et al. 1984; GEISER und BAUDINETTE 1985) doch ähnlich zu *Dasycercus cristicauda* und *Antechinus stuartii* (MORRISON 1965; WALLIS 1976). Der Tagesschlaflethargiezyklus von *A. flavipes* zeigt, wie bei anderen Dasyuriden, erstaunliche Parallelen zu nordamerikanischen Nagern (z. B. MORHARDT 1970; TANNENBAUM und PIVORUN 1984) und zu europäischen Weißzahnspitzmäusen (NAGEL 1977) und unterstützt die Hypothese einer konvergenten Entwicklung von Heterothermie bei Marsupialiern und Plazentaliern.

Literatur

GEISER, F.; AUGEE, M. L.; MCCARRON, H. C. K.; RAISON, J. K. (1984): Correlates of torpor in the insectivorous dasyurid marsupial *Sminthopsis murina.* Aust. Mammal. **7**, 185–191.

GEISER, F. (1985): Hibernation in pygmy possums (Burramyidae: Marsupialia). Comp. Biochem. Physiol. A (in Druck).

GEISER, F.; BAUDINETTE, R. V. (1985): The influence of temperature and photophase on daily torpor in *Sminthopsis macroura* (Dasyuridae: Marsupialia) J. Comp. Physiol. (in Druck).

MCNAB, B. K. (1983): Energetics, body size and the limits to endothermy. J. Zool., London **199**, 1–29.

MORHARDT, J. E. (1970): Body temperatures of white footed mice (*Peromyscus* sp.) during daily torpor. Comp. Biochem. Physiol. **33**, 423–439.

MORRISON, P. R. (1965): Body temperatures in some Australian mammals: 4. Dasyuridae. Aust. J. Zool. **13**, 173–187.

NAGEL, A. (1977): Torpor in the european white-toothed shrews. Experientia **33**, 1455–1456.

TANNENBAUM, M. G.; PIVORUN, E. B. (1984): Differences in the daily torpor pattern among three southeastern species of *Peromyscus.* J. Comp. Physiol. **154**, 233–236.

TYNDALE-BISCOE, H. (1973): Life of marsupials. London: Edward Arnold.

WALLIS, R. L. (1976): Torpor in the dasyurid marsupial *Antechinus stuartii.* Comp. Biochem. Physiol. **53A**, 319–322.

WALLIS, R. L. (1982): Adaptations to low environmental temperatures in the carnivorous marsupials. In: Carnivorous Marsupials. Ed. by M. ARCHER. New South Wales, Sydney: Roy. Zool. Soc.

Author's address: FRITZ GEISER, School of Biological Sciences, The Flinders University of South Australia, Bedford Park, Adelaide, S.A. 5042, Australia

BUCHBESPRECHUNGEN

NIEMITZ, C. (Hrsg.): **Biology of Tarsiers.** Stuttgart und New York: Gustav Fischer 1984. 357 S., 159 Abb., 18 Tab., 118,– DM. ISBN 3-30423-2

In vielen Ordnungen gibt es Gattungen, die immer wieder die besondere Aufmerksamkeit auf sich ziehen. Innerhalb der Primaten ist sicherlich *Tarsius* hier zu nennen. Dies hängt mit zahlreichen biologischen Besonderheiten zusammen. In dem Buch, bearbeitet und herausgegeben von Prof. Dr. CARSTEN NIEMITZ, Berlin, sind gerade die neuralgischen Punkte auf dem Hintergrund neuester Ergebnisse besprochen. Neben einleitenden Kapiteln zur Taxonomie und Verbreitung werden Aspekte der Morphologie (Zähne, Extremitäten, Biomechanik der Bewegung, Nase, Auge, Gehirn) und der Ökologie sowie der Ethologie dargestellt (Palaeobiologie, Synökologie, Parasitologie, Freßverhalten, Territorialverhalten, Aktivitätsmuster, soziale Organisation, Kommunikation). Neun der achtzehn Kapitel, vor allem ökologisch und ethologisch ausgerichtete, hat der Herausgeber selbst verfaßt, z. T. unterstützt durch Koautoren. Für die übrigen, mehr morphologisch und systematisch orientierten Kapitel zeichnen namhafte Autoren verantwortlich.

Für *Tarsius* ist ein Gefüge verschieden stark differenzierter Merkmale kennzeichnend. Das erschwert eine phylogenetische Interpretation und nährt die Diskussion um die systematische Stellung. Ein tieferes Verständnis ist allerdings erst dann möglich, wenn anatomische Befunde – und die spielen oft in der Diskussion eine dominierende Rolle – in Wechselbeziehung zur Ethologie und Ökologie gesehen werden. Die Konzeption des Buches trägt dem Rechnung, indem Untersuchungsergebnisse aus diesen drei Bereichen dargestellt werden. Es bereitet dem Leser so eine gute Grundlage zur Synopsis und führt im Rahmen der entsprechenden Kapitel eine solche zusammenfassende Betrachtungsweise selbst vor. Dieser Teil des Buches betrifft zunächst die Gattung Tarsius ganz allgemein. Darüber hinaus werden aber in einer vergleichenden Betrachtung auch die Besonderheiten der drei Arten herausgearbeitet, vor allem im ethologischen Bereich. Hier bilden dann zahlreiche eigene, zum Teil anderweitig noch nicht veröffentlichte Beobachtungen des Herausgebers die Grundlage.

Das Buch ist übersichtlich gegliedert und jedes Kapitel mit einem eigenen Literaturverzeichnis versehen. Klare Abbildungen erleichtern das Textverständnis und der umfangreiche Index ist sehr hilfreich. Insgesamt liegt ein Beitrag vor, der nicht nur bei Primatologen, sondern ganz allgemein bei Ethologen und Morphologen auf großes Interesse stoßen wird. G. REHKÄMPER, Köln

Schemmel, C.; Parzefall, J.; Peters, N.; Peters, G.; Wilkens, H.; Villwock, W.; Zander, C. D.; Dzwillo, M.: **Regressive Evolution und Phylogenese.** Fortschritte in der zoologischen Systematik und Evolutionsforschung 3. Hamburg, Berlin: Paul Parey 1984. 126 S., 53 Abb., 2 Tab., 54,– DM. ISBN 3-490-20418-2

Der bedeutende Genetiker und Evolutionsbiologe Curt Kosswig (1903–1982) hatte beabsichtigt, seine und seiner Mitarbeiter Forschungen zur Frage der regressiven Evolution, um deren Erscheinungsformen und genetische Grundlagen er sich mit seinem Arbeitskreis durch Jahrzehnte bemüht hatte, als Buch zu veröffentlichen. Durch Kosswigs Tod konnte dieser Plan nicht mehr in seiner ursprünglichen Form realisiert werden. Statt dessen haben die Mitarbeiter des Hamburger Arbeitskreises jetzt den vorliegenden Band mit 7 Beiträgen als Gedächtnisband für C. Kosswig veröffentlicht. Die Autoren setzen damit ihrem Lehrer nicht nur ein würdiges Denkmal, sondern schenken zugleich einem großen Kreis von Interessenten eine willkommene und erwünschte Gesamtübersicht zum Thema „Regressive Evolution" und ihrer Bedeutung für die allgemeine Evolutionsbiologie. Im einzelnen behandeln die Beiträge folgende Themen: C. Schemmel hebt in seinem Beitrag „Reduktion, Kompensation und Neuerwerb im Evolutionsprozeß" hervor, daß stammesgeschichtliche Umbildungen und Neuerwerb stets mit regressiven Prozessen einhergehen und daß Spezialisation und Regression sich nicht ausschließen. An vielen Beispielen wird belegt, daß Reduktion und Progression sich in der Evolution ergänzen. Regression bedeutet „Befreiung von Vergangenheit". J. Parzefall zeigt am Verhalten von Bewohnern des Höhlenbiotops, daß Verhaltensreduktionen überwiegend den geänderten selektiven Bedingungen im neuen Biotop zuzuschreiben sind. N. und G. Peters berichten über die Ontogenese von Rudimenten (Aphanisie und Rudimentation) und bemühen sich um den Nachweis von Gesetzmäßigkeiten im ontogenetischen Reduktionsprozeß. Im Beitrag von H. Wilkens werden die regressiven Merkmale (Augen, Melanophoren) und konstruktive Merkmale (Geschmacksknospen und Verhalten) an oberirdischen und Höhlenpopulationen von *Astyanax mexicanus* untersucht und als Effekte von Polygensystemen erkannt. Es besteht kein prinzipieller Unterschied zwischen konstruktiven und regressiven Evolutionsprozessen. W. Villwock berichtet über Schuppenreduktion und Reduktion der Ventralflossen bei *Aphanius*-Arten. Ökologische Gesichtspunkte stehen im Vordergrund des Beitrages von C. D. Zander. Bei Wechsel von Lebensweise und Lebensraum ist stets Coevolution mit anderen Faktoren des Ökosystems im Spiel und ermöglicht Erschließung neuer Nischen. Abschließend bringt M. Dzwillo nochmal eine summarische Übersicht über die Bedeutung regressiver Evolution im Tierreich mit vielen Beispielen.

Das Buch ist eine wichtige Informationsquelle über ein wichtiges, oft wenig beachtetes und mißverstandenes Teilgebiet der Evolutionsforschung, dessen Lektüre jedem Biologen empfohlen wird. Die Ausstattung des Bandes ist ausgezeichnet. D. Starck, Frankfurt/M.

Meyer, H.; Röhrs, M. (Hrsg.): **Studium generale „Mensch und Tier".** Bd. II. Vortragsreihe an der Tierärztlichen Hochschule Hannover im WS 1983/84. Hannover: Schaper 1984. 68 S., DM 12,–. ISBN 3-7944-0141-7.

Die Vortragsreihe „Mensch und Tier" an der Tierärztlichen Hochschule Hannover wird mit vorliegendem Band II, der die Vorträge des WS 1983/84 enthält, fortgesetzt. Drei Vorträge sind dem Thema „Das Tier in der Kunst" gewidmet. E. Hickmann behandelt das Tier in der Musik (theromorphe Lauterzeugungs-Werkzeuge, Tiermotive in Kompositionen, etc.). Das Tierbild bei Franz Marc wird von J. Langner analysiert. Besonders hingewiesen sei auf den Beitrag von E. Brunner-Traut „Die Stellung des Tieres im alten Ägypten", der in knapper Form eine gelungene Übersicht über Tierdarstellung in der ägyptischen Kunst, Tiergötter, Tiere im Alltagsleben, Wild, Domestikation, Tiergeschichten bringt, die modernen Ergebnisse berücksichtigt und bei Besprechung der Tierhaltung wohl zwischen „Domestikation" und „Zähmung" zu unterscheiden weiß. Die Entstehung der Haustiere und ihre Bedeutung für das menschliche Leben und die Entwicklung der Kulturen wird von M. Röhrs als biologisches und kulturhistorisches Problem in weitgespanntem Rahmen vorgestellt. Der äußerst komprimierte Beitrag von W. Nachtigall vergleicht die Flugmechanik der Vögel mit der Flugtechnik des Menschen und zeigte Unterschiede und Parallelen auf. Das Bändchen ist für eine breite Öffentlichkeit bestimmt, und es ist gut geeignet, Ergebnisse der Spezialwissenschaft und Beziehung zwischen den Disziplinen in verständlicher Form zu vermitteln. D. Starck, Frankfurt/M.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 270,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 50,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 50 (1985) 2, 57–128
InterCode: ZSAEA 7 50 (2), 57–128 (1985)

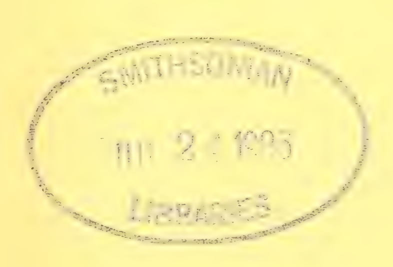
Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey

, 129–184, Juni 1985 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1985 Paul Parey. Verlag: Paul Parey, Hamburg und Berlin. Anschriften: Spitalerstr. 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstr. 44–47, D-1000 Berlin 61. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., D-2240 Heide/Holst.

Zur Frage des Gattungsnamens von „*Geogale*“ *aletris* Butler und Hopwood, 1957 (Mammalia: Insectivora) aus dem Miozän Ostafrikas

Von W. Poduschka und Ch. Poduschka[1]

Eingang des Ms. 30. 5. 1984

Abstract

On the generic name of "Geogale" aletris Butler and Hopwood, 1957 (Mammalia: Insectivora) from the Miocene of East Africa

Butler and Hopwood (1967) described a fossil Insectivore from Kenya as *Geogale aletris,* thus including it in the same genus as the recent Madagascan Insectivore *Geogale aurita.* This suggested that during the Miocene, Tenrecidae had also lived on the African continent.

The holotypus of *Geogale aletris* was studied and compared with several specimens of *Geogale aurita* as well as with numerous other Tenrecoidea. The similarities, however, were found to be neither convicing nor numerous enough to confirm the congeneric status of *Geogale aletris* and *Geogale aurita.* The fact that several traits could be shown to exist in other fossil as well as in recent Insectivora supports this conclusion.

Therefore, a new generic name is proposed. *Butleriella* nov. gen., in honour of Prof. Dr. P. M. Butler.

Einleitung

Als Butler und Hopwood (1957) einen Fossilfund aus dem Miozän Kenias *Geogale aletris* nannten und ihn damit mit der rezenten Art *Geogale aurita* Milne-Edwards und Grandidier, 1872 aus Madagaskar in eine Gattung stellten, schuf dies insofern eine Sensation, als damit die Gattung *Geogale* – bisher nur von Madagaskar bekannt – auch auf dem afrikanischen Festland gelebt hätte, dort jedoch längst ausgestorben wäre. 1969 wurde nicht nur das Fragment einer Maxilla einer weiteren *Geogale aletris* aus Chamtwara (kontemporär mit Songhor) gefunden, sondern auch ein Mandibelfragment mit einem besser ausgebildeten Talonid eines Molaren (Butler, briefl. Mitt.). Nach Butler's Meinung (1978) ist *Geogale aurita* zu spezialisiert, um als eventueller Vorfahre für andere Tenreciden vor deren Radiation in Madagaskar in Frage zu kommen. Butler nimmt daher eine seperate Einwanderung dorthin an.

Der Holotypus von *Geogale aletris* wurde auf Rusinga Island in Kenia gefunden und besteht aus einem beschädigten Gesichtsschädel (Abb. 1–4). Die Deckknochen sind teilweise verschwunden, so daß größtenteils ein Ausguß des Recessus maxillaris freiliegt. Der Holotypus befand sich ursprünglich im Coryndon-Museum in Nairobi, Rs. 76 450, ist aber derzeit in London im British Museum (Natural History).

Durch Gegenüberstellung der bisherigen Publikationen über *Geogale aletris* (Butler und Hopwood 1957; Butler 1969, 1978) mit eigenen Ergebnissen wird hier versucht, die Frage zu beantworten, ob die von Butler und Hopwood angenommene enge Verwandtschaft zwischen *Geogale aletris* und *Geogale aurita* tatsächlich besteht. Dabei soll darauf hingewiesen werden, daß Butler im Jahre 1982 in einem derzeit im Druck befindlichen

[1] Mit Unterstützung der Stiftung Volkswagenwerk.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5003-0129 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 129–140

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

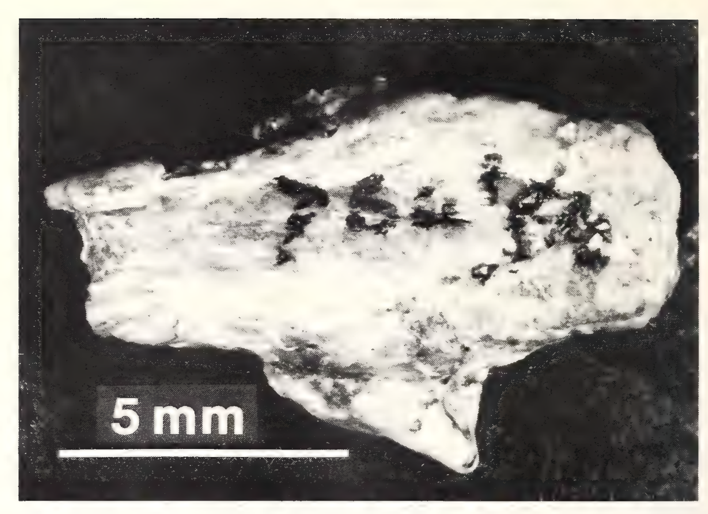


Abb. 1. „*Geogale*" *aletris*, Dorsalansicht. Beachte die Einschnürung der Schnauzenregion vor dem P^4

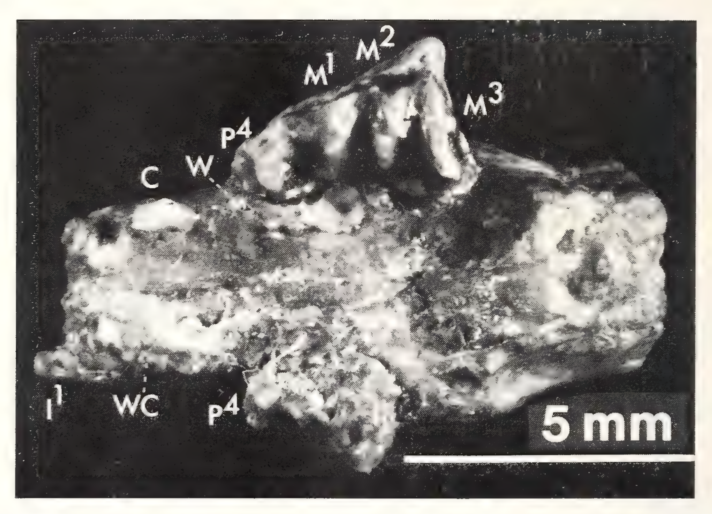


Abb. 2. „*Geogale*" *aletris*, Occlusalansicht. Beachte die dicht am P^4 gelegene, einzige (sichtbare) Wurzel des P^3 (W). Wurzelkanal des rechten oberen Caninus (WC). Beide Wurzelkanäle sind durch einen dunklen Punkt im hellen Wurzelrest sichtbar

Manuskript (Acta Zoologia Fennica) selbst einschränkt, daß er *Geogale aletris* jetzt in eine eigene Gattung stellen würde.

Nach Butler und Hopwood (1957) haben die Potamogaliden mit den Tenrecidae einen gemeinsamen Ahnen im Oligozän. In einer späteren Arbeit über *Geogale aletris* (Butler 1969) wird darauf hingewiesen, daß die Unterschiede zwischen *Geogale aletris* und *Geogale aurita* erstere als direkten Ahnen der letzteren Art ausschließen. In derselben Arbeit erwägt Butler zwar die Möglichkeit, daß die Ähnlichkeit zwischen den beiden Taxa eine Folge von Parallelerscheinungen sein könnten, bleibt aber prinzipiell bei der von ihm und Hopwood (1957) geäußerten Ansicht: Das Fossil ist eine Art der heutigen Gattung *Geogale* und unterscheidet sich von *Geogale aurita* durch das Fehlen der ersten Praemolaren, den größeren postero-buccalen Lobus des M^2 und die größere caudale

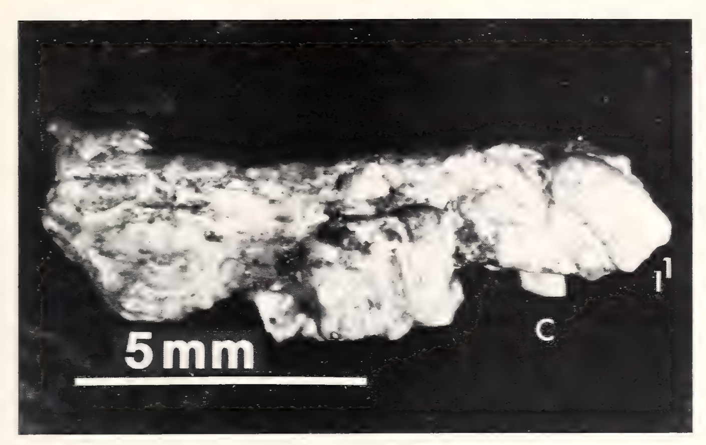


Abb. 3. „Geogale" aletris, rechte Seitenansicht. Beachte die sich kaum verjüngende, ungewöhnlich schräg liegende mächtige Wurzel des I^1 dext. C = linker oberer Caninus

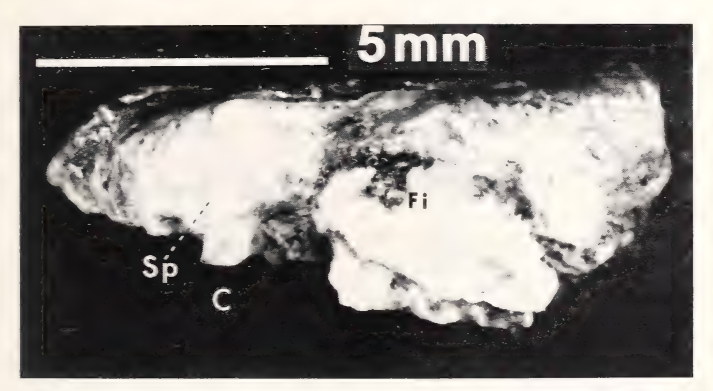


Abb. 4. „Geogale" aletris, linke Seitenansicht. Beachte die deutlich sichtbare, auffallend steile Sutura praemaxillaris (Sp.). C = linker Caninus, Fi = Foramen infraorbitale

Ausdehnung des Gaumens „behind the teeth". Der Schädel ist etwas größer als der von *Geogale aurita* und ähnelt größenmäßig jenem von *Microgale cowani.* Die Schnauze ist aber kürzer als bei *Geogale aurita.* Butler und Hopwood (1957) kommen zu dem Schluß: „None of the living African Tenrecidae resembles the Rusinga species as closely as the Madagascan *Geogale aurita.* The two forms agree with each other and differ from the other Tenrecidae in the short snout, the relatively long infraorbital canal, the presence of foramina in the maxilla in front of the infraorbital foramen, and the shape and degree of seperation of the large anterior incisors. Because of these special resemblances, the fossil is placed in the genus *Geogale*" (1957:21).

Diese und weitere von den Erstbeschreibern des Holotypus erwähnten Einzelheiten werden in der nachstehenden Diskussion erörtert.

Material und Methode

Zu den nachstehend veröffentlichten Vergleichen mit rezenten, möglicherweise *Geogale aletris* nahestehenden Insectivoren konnte ein vermutlich weitaus umfangreicheres Material herangezogen werden, als es Butler und Hopwood zur Verfügung stand:

Geogale aletris Butler und Hopwood, 1957. Holotypus
13 Schädel von *Geogale aurita* Milne-Edwards und Grandidier 1872 (inklusive *Cryptogale)*
23 Schädel von *Potamogale velox* Du Chaillu, 1860
2 Schädel von *Micropotamogale ruwenzorii* De Witte und Frechkop, 1955
2 Schädel von *Micropotamogale lamottei* Heim de Balsac, 1954
6 Schädel von *Microgale* (= *Nesogale* Thomas, 1918) *talazaci* Major, 1896
15 Schädel von *Microgale* (= *Nesogale* Thomas, 1918) *dobsoni* Thomas, 1884
195 Schädel von *Oryzorictes* A. Grandidier, 1870
7 Schädel von *Limnogale mergulus* Major, 1896
13 Schädel von *Echinops telfairi* Martin, 1838
18 Schädel von *Setifer setosus* Schreber, 1777

Alle Schädel dieser rezenten Tenreciden und Potamogaliden wurden in den Sammlungen der Museen von New York, Chicago, Cambridge/Mass., Stockholm, Wien, Braunschweig, London, Washington, Paris, Leiden und Amsterdam studiert, vermessen und photographiert. *Echinops, Setifer, Nesogale talazaci* und *N. dobsoni* wurden bzw. werden jahrelang in unserer Insectivorenstation in Wien gehalten bzw. gezüchtet.

Kritische Bemerkungen zur Erstbeschreibung

Objektiverweise zeigen Butler und Hopwood (1957) sowohl Ähnlichkeiten von *Geogale aletris* mit *Geogales aurita* als auch Unterschiede zu anderen Tenreciden auf. Dies wären einerseits die kurze Schnauze, der verhältnismäßig lange Infraorbitalkanal, das Vorhandensein von Foramina im Maxillare vor dem Foramen infraorbitale, sowie Form und Abstand der beiden Incisiven voneinander; andererseits kann nach ihrer Meinung *Geogale aletris* aufgrund des posterobuccalen Lobus des M^2 als primitiver als *Geogale aurita* angesehen werden, jedoch progressiver wegen des von ihnen angenommenen Verlustes der P^2 und der Verlängerung des Gaumens.

Beim Studium der Erstbeschreibung fällt aber auf, daß häufig nur mit einer Art der Microgalinae, nämlich *Microgale cowani,* sowie mit der Gattung *Potamogale* verglichen wird. Weiter häuft sich die unbestimmte Formulierung „other Tenrecidae", wobei die nicht nur größenmäßig, sondern auch morphologisch-osteologisch ungemein differente Ausbildung zahlreicher Einzelheiten etwa zwischen der größten Art, *Tenrec ecaudatus* bis zur kleinsten, *Microgale pusilla,* unerwähnt bleibt.

Die in der Erstbeschreibung Butler und Hopwood's nur einmal zitierte *Micropotamogale lamottei* Heim de Balsac, 1954 wird hinsichtlich der Zahnzahl als Analogon zu *Geogale aletris* herangezogen, weil *Micropotamogale lamottei* keinen M^3 hätte. Diese Angabe ist unrichtig, da diese Art in erwachsenem Zustand sehr wohl einen M^3 aufweist, wie Kuhn dann 1964 bewies. Andererseits hatte Heim de Balsac (1954) ausdrücklich angegeben, daß ihm bei seiner Erstbeschreibung von *Micropotamogale* nur ein Jungtier zur Verfügung gestanden hatte, was Butler und Hopwood offenbar übersehen hatten.

Eine weitere Fehlannahme ist, daß *Geogale aurita* – ebenso wie die anderen Tenrecidae – keine miteinander verschmolzene Tibia und Fibula hätten. Tatsächlich kann dies bei *Potamogale* und den Oryzorictinen sehr wohl der Fall sein, ist jedoch kein brauchbares Kriterium, da es vom Alter der Tiere abhängt.

Letztlich zeigt die von Butler und Hopwood (1957) veröffentlichte Zeichnung der Lateralansicht des Holotypus (S. 18) nicht, wie im Text ausdrücklich angegeben, den „left lateral view", sondern eine Rekonstruktion unter Berücksichtigung beider Seiten.[2] Dies ist bei genauer Betrachtung der Zeichnung klar ersichtlich: Der größtenteils vorhandene I^1 dext. (vergleiche die darunterstehende Palatalansicht) wird bei der Zeichnung der lateralen (linken!) Gesichtsschädelansicht auf dieser eingezeichnet. Außerdem sind die Linien der Zeichnung nicht immer dem tatsächlichen Verlauf entsprechend. (Abb. 5): So verläuft die

[2] Dieselbe Methode verwendeten die Autoren auch bei der Zeichnung eines weiteren Fossils aus dem Miozän Kenias, *Eythrozootes chamerpes* (Butler und Hopwood 1957: 3).

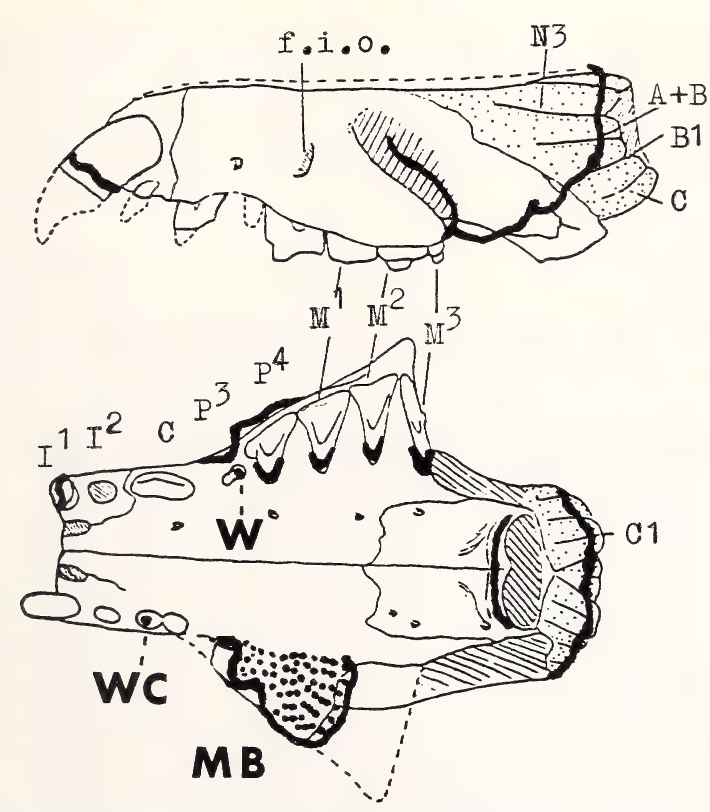


Abb. 5. Umzeichnung (= Berichtigung) der von Butler und Hopwood (1957:18) veröffentlichten Zeichnung. Die dicken Linien zeigten den de facto-Verlauf, die punktierte Fläche den von B. und H. nicht eingezeichneten Restblock des P4 und des M1 dext. (MB). Die Längenproportionen der Originalzeichnung entsprechen nicht den Tatsachen (vergl. Abb. 3 und 4.). Die sichtbaren Wurzelkanäle des C dext. (WC) und des P3 sin. (W) sind von uns eingezeichnet. Die letztgenannte Wurzel ist keineswegs, wie in der Originalzeichnung angegeben, länglich, sondern kreisrund (vergl. Abb. 2)

Innenlinie des vorhandenen Zahnbogens nicht gerade, sondern gekrümmt; der am Holotypus deutlich sichtbare Wurzelkanal des rechten P3 und jener der rostralen Wurzel des linken oberen Caninus sind nicht eingezeichnet; der sehr große Block der Wurzeln und Zahnbasen der rechten P4 und der rechten Molaren ist indessen auf der Zeichnung überhaupt weggelassen, obwohl er für die Feststellung des Zahnbogenverlaufes wichtig ist. (Abb. 2)

Diskussion der von Butler und Hopwood angeführten Einzelheiten

1. Die relativ kurze Schnauzenlänge. Zieht man jedoch die Umrißlinien von *Setifer* und *Echinops* heran, erscheint die Schnauze von *Geogale aletris* nicht außergewöhnlich kurz; dies trifft nur bei der Gegenüberstellung mit *Geogale aurita* zu. Doch muß in Erwägung gezogen werden, daß die am Fossil nicht mehr feststellbare Ausdehnung der Alveole des vorhandenen (rechten) oberen ersten Inzisiven unbekannt ist. Die Wurzel liegt bloß, die in der Palatalansicht sichtbaren (oder anzunehmenden) caudalen Hälften der Foramina incisiva lassen erkennen, daß sich das Praemaxillare noch weiter nach vorne ausdehnte. Außerdem zeichnen Butler und Hopwood – willkürlich – die von ihnen ergänzte Spitze

des I[1] mit einer gekrümmten Profillinie. Wenn dieser Zahn allerdings länger und gerader war – wie dies etwa bei *Geogale aurita* der Fall ist – kann die Alveole viel weiter nach vorne gereicht haben, wodurch eine längere Schnauze vorhanden gewesen wäre.

2. Der lange Infraorbitalkanal. Sicherlich ist dieser sowohl bei *Geogale aletris* als bei *Geogale aurita* bemerkenswert lang, andererseits aber kein Kriterium, das eine Verwandtschaft mit anderen basalen Insectivoren ausschließt. Lange Infraorbitalkanäle sind etwa von den Echinosoricinen *Podogymnura, Hylomys* und, in geringerem Maße, auch von *Echinosorex* bekannt.

3. Die Autoren weisen bei *Geogale aletris* auf die gegenüber *Geogale aurita, Microgale, Oryzorictes* und *Centetes* besonders lange caudale Ausdehnung des Gaumens hin (vgl. Abb. 2 und 7). Sie ist jedoch in unterschiedlichem Maße bei *Echinops, Setifer* und – geringer – bei den Potamogaliden vorhanden. Den relativ längsten Gaumen besitzt *Setifer* (Abb. 6). Butler und Hopwood's Worte über die Ausdehnung des Gaumens (S. 19): "...

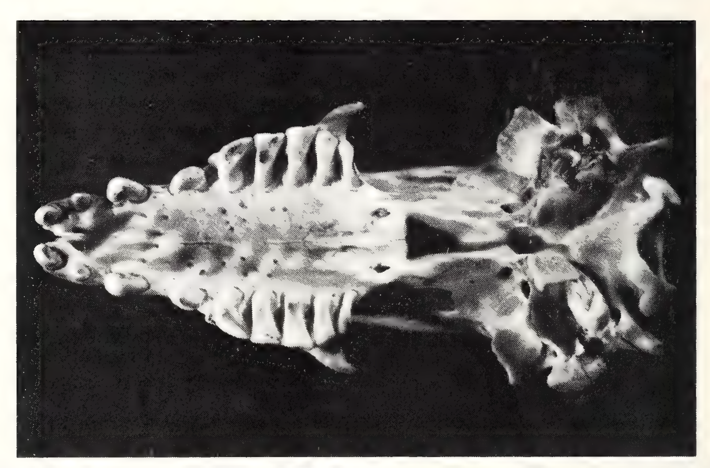


Abb. 6. Setifer setosus, Occlusalansicht. Beachte die Verlängerung des Gaumens und die Zahnformel sowie die Gruben im Maxillare

unlike other Tenrecidae, it extends backwards for some distance (1,3 mm) behind M^3 ..." sind also eine unrichtige Verallgemeinerung.

4. Die Zygomatica-Breite. Sie wird vom Holotypus mit 9,4 mm angegeben. Abgesehen davon aber, daß dies auf Grund des abgebrochenen rechten Processus zygomaticus maxillaris nicht mehr als eine grobe Schätzung sein kann, ist der von den Autoren vorgeschlagene Vergleich mit „*Microgale*" deshalb problematisch, weil die Art nicht präzisiert wird. Da die Autoren aber später schreiben (S. 18): " ... the skull is a little larger than in *Geogale aurita*, and resembles in size that of *Microgale* cowani ..." kann angenommen werden, daß bei diesem Vergleich *Microgale cowani* gemeint ist.

5. Die Sutura praemaxillaris ist nach Butler und Hopwood (1957) – anders als bei adulten Tenreciden – nicht geschlossen, was indessen kaum als Differentialkriterium brauchbar ist. Sie ist im übrigen linksseitig deutlich sichtbar (Abb. 4) verläuft aber im oberen Drittel wesentlich steiler als bei *Geogale aurita* (Poduschka und Poduschka 1983) und bei jugendlichen *Potamogale* (Poduschka, unveröff.); bei adulten ändert sich der Verlauf der Sutura im oberen Drittel in die bei allen Tenrecoidea normale, caudal geneigte Richtung.

6. Butler und Hopwood geben an, daß das Foramen infraorbitale bei *Geogale aurita* vor dem letzten Praemolaren, bei anderen Oryzorictinen über dem ersten Molaren liegt. Bei *Geogale aletris* liegt es aber genau über dem letzten Praemolaren. Hinsichtlich der

Position zeigt das Foramen infraorbitale daher eine Zwischenstellung zwischen *Geogale aurita* und den anderen Oryzorictinen an.

7. Das von Butler und Hopwood in der Zeichnung deutlich angegebene und mit "shortly behind the canine" lokalisierte, jedoch im Präparat nur sehr vage zu erkennende „kleine Foramen" im Maxillare von *Geogale aletris* ist entgegen den Angaben der beiden Autoren bei *Geogale aurita* nicht durch „in dieser Region befindliche zwei kleine Foramina repräsentiert". Diese sind bei *Geogale aurita* zwar vorhanden, liegen aber bedeutend weiter caudal, nämlich am Vorderrand der durch die vordere Öffnung des Infraorbitalkanals gebildeten Eindellung des Maxillare (Abb. 7). Ob dieses von den

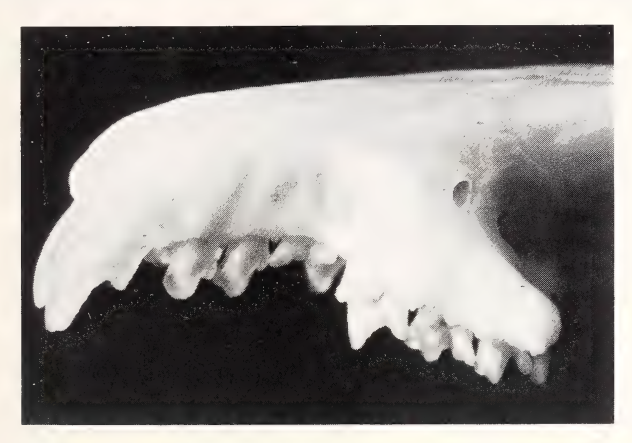


Abb. 7. Geogale aurita, Lateralansicht des Gesichtsschädels. Beachte die Foramina

Erstbeschreibern bei *Geogale aletris* erwähnte kleine Foramen eine Abbauzone des Knochens ist, oder eventuell ein akzessorisches Foramen infraorbitale, kann nicht entschieden werden, um so mehr als es am Holotypus leider nur als eine kleine Grube im (von den Deckknochen entblößten) Nasenkapsel-Kern zu sehen ist.

8. Ein ebenfalls von Butler und Hopwood genanntes Foramen im Maxillare von „other Oryzorictinae" und von *Potamogale* können wir nicht mit einem bei *Geogale aletris* angegebenen in Verbindung bringen. Wir nehmen an, daß Butler und Hopwood das bei *Geogale aurita* so deutliche Foramen lacrimale meinten, doch liegt dies bei dieser Spezies nicht „usually over P^4", sondern über dem M^2 (Abb. 7). Entgegen den Angaben von Butler und Hopwood konnten wir auch bei *Potamogale* kein entsprechendes Foramen finden, einzig beim Typusexemplar (London, British Museum, Natural History, Coll Nr. 19.5.9.17) befinden sich, allerdings viel weiter rostral, jeweils zwischen dem Caninus und den ersten beiden Praemolaren oberhalb des Kieferrandes 3 kleine Foramina (Abb. 8). Sie sind jedoch individuelle, altersbedingte Einschmelzungen des Knochens an Zahnalveolen ohne morphologische Bedeutung. Sie lassen sich auch bei *Microgale pusilla* finden.

Hier muß erwähnt werden, daß schon Muller (1935) darauf hinwies, daß innerhalb einer Ordnung die Struktur der Orbitotemporalregion sehr variieren kann; ihre Heranziehung zu einer Differentialdiagnose oder einem Vergleich ist daher problematisch. Leider führt Muller in der Liste der von ihr bearbeiteten Insectivoren *Geogale aurita* zwar an, geht jedoch nicht weiter darauf ein.

9. Der mediale Abstand der beiden ersten oberen Inzisiven. Diese Einzelheit kann kaum als Verwandtschaftskriterium gewertet werden zwischen den beiden *Geogale*-Formen, da er durchaus nicht nur bei diesen vorkommt, sondern auch bei anderen Tenreciden, nämlich *Microgale longicaudata, Microgale principula, Microgale sorella,*



Abb. 8. Potamogale velox, adult, Typusexemplar. Beachte die Scheinforamina über den Praemolaren

Microgale majori, Microgale pusilla, Echinops telfairi sowie bei den Erinaceinen und den Echinosoricinen. Auch bei den Soriciden sind die Wurzeln der ersten oberen Inzisiven durch einen breiten Zwischenraum getrennt, wenn sich auch ihre Spitzen zueinander krümmen.

10. Butler und Hopwood geben in ihrer Zeichnung die Position des dritten Praemolaren korrekt an, nehmen aber „absence of P^2" als gegeben an. Nach unserer Meinung muß die Frage jedoch wenigstens offen bleiben: Der durch eine mit sichtbarem Wurzelkanal versehene mesiale Wurzel dokumentierte P^3 schmiegt sich so auffällig an den P^4 an, daß zwischen dem P^3 und dem Caninus eine deutliche Lücke klafft. Durch den schlechten Erhaltungszustand des Holotypus sind leider weder Andeutungen einer Alveole, noch von Wurzelresten des P^2 zu sehen. Bei keinem rezenten Tenreciden gibt es aber ein größeres Diastema in der Zahnreihe, es sei denn jenes zwischen dem I^3 und dem oberen Caninus. Da nun bei *Geogale aletris* ein solches Diastema zwischen dem Caninus und den beiden vorhandenen (oberen) Praemolaren vorhanden ist, erscheint uns wahrscheinlich, daß *Geogale aletris* auch einen P^2 besaß. Stimmt unsere Annahme, hätte *Geogale aletris* wohl dieselbe Zahnformel wie *Geogale aurita* (Abb. 10) – aber auch wie *Setifer setosus* (Abb. 6).

11. Es sei unbestritten, daß der Canalis infraorbitalis bei den Potamogalidae kürzer ist als bei *Geogale aletris* und *Geogale aurita,* doch muß bemerkt werden, daß die von Butler und Hopwood gezeichnete Oberkante des Processus zygomaticus maxillaris des Holotypus viel weiter nasad verläuft, als dies bei *Geogale aurita* der Fall ist (Abb. 7). Leider ist auf der erwähnten Zeichnung die Öffnung der zusätzlichen Foramina, bei *Geogale* deutlich zu sehen, nicht eingezeichnet und am Holotypus von *Geogale aletris* nicht leicht feststellbar.

Weitere, von den Erstbeschreibern nicht angeführte Vergleichsmöglichkeiten

Es fällt auf, daß sich Butler und Hopwood anscheinend des auffälligsten Unterschieds zwischen *Geogale* und den anderen rezenten Tenreciden nicht bewußt waren, nämlich die vor dem letzten Praemolaren abrupte Verschmälerung des Gesichtsschädels (Abb. 1, 2 und 9). In ihrer Zeichnung ergänzen sie diese Linie, konträr zu dem am Objekt sehr augenfälligen Verlauf beidseitig fehlerhaft: das rechte Maxillare durch eine durchgehende, das linke durch eine punktierte, also von ihnen angenommene Linie. Durch diese Änderung der Linie ähnelt die Zeichnung viel mehr den bei den beiden *Micropotamogale*-Arten *Micropotamogale ruwenzorii* und *M. lamottei,* sowie bei juvenilen *Potamogale velox.* Interessanter-

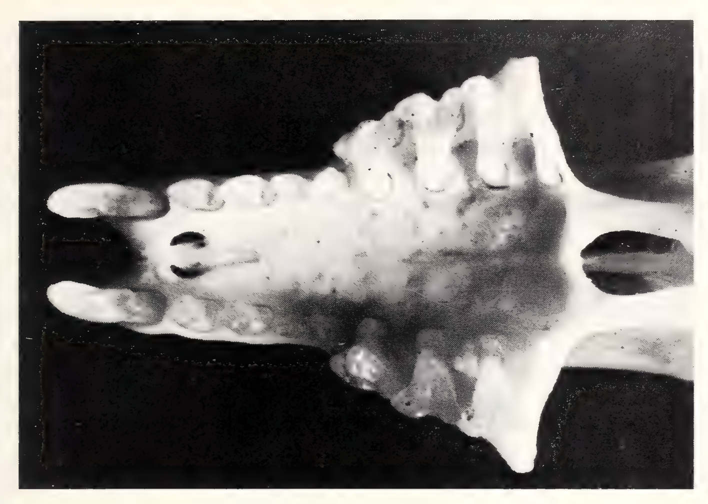


Abb. 9. Geogale aurita, Occlusalansicht. Beachte die Zahnformel, die Maxillargruben und die abrupte Verbreiterung der Umrißlinie bei P^4

weise zeichnet BUTLER (1969) diese für *Geogale aurita* so typische unterbrochene bzw. zweifach geknickte Umrißlinie bei der Dorsalansicht des Gesichtsschädels von *Erythrozootes chamerpes* Butler und Hopwood, 1957, wogegen sie in der Gemeinschaftsarbeit mit HOPWOOD (1957) weniger ausgeprägt gezeichnet wird. BUTLER (1969) zieht jedoch den ebenfalls von den genannten Autoren entdecketen *Erythrozootes* als näheren Verwandten oder sogar Vorfahren für *Geogale aurita* nicht in Betracht.

Gerade diese deutlich abgesetzte Umrißlinie (in Occlusalansicht), (Abb. 2 und 9) wäre jedoch ein wichtiges Argument für die Annahme der Zugehörigkeit von *Geogale aurita* und *Geogale aletris* zu einer gemeinsamen Gattung. Hier muß aber darauf hingewiesen werden, daß eine derartige Umrißlinie durchaus nicht nur bei *Geogale* vorkommt, sondern auch bei weit entfernt verwandten oligozänen Insectivoren, etwa bei *Centetodon marginalis* und *C. chadronensis* (LILLEGRAVEN et al. 1981). Sie wäre also trotz der Augenfälligkeit nicht unbedingt als Verwandtschaftskriterium zwischen *Geogale aurita* und *Geogale aletris* zu werten.

1. Auf Grund des bereits ausgetretenen und in der endgültigen, in der Senkrechten etwas caudad gedrehten Stellung befindlichen M^3 (PODUSCHKA und PODUSCHKA 1982) handelt es sich beim Holotypus um ein adultes Tier, dessen sichtbare und möglicherweise noch nicht vollständig synostosierte Verbindung zwischen Maxillare und Praemaxillare sein Alter als „frühadult" vermuten läßt.

2. Die auf der Zeichnung BUTLER und HOPWOOD's sichtbaren kleinen offenen Kreise am Gaumen und am Maxillare (Palatalansicht) sind, wie auch die Autoren bemerken, keine Perforationen. Sie können auch auf dem Holotypus nur als Gruben angesprochen werden und sind wahrscheinlich Abdrücke von Gaumendrüsen. Sie sind auch bei anderen Tenrecoidea zu finden, wie bei *Potamogale, Geogale aurita* (Abb. 9), *Microgale pusilla, M. prolixicaudata, M. cowani, Echinops telfairi* und *Setifer setosus.*

3. Die kleinste Interorbitalbreite, bei *Geogale aurita* ebenso wie bei den meisten Tenreciden knapp hinter dem Processus zygomaticus maxillaris liegend, kann bei *Geogale aletris* etwa in der Höhe der Choanen angenommen werden. Dies entspräche etwa der Lage der kleinsten Interorbitalbreite der Potamogaliden.

4. Eine vergrößerte, nach rückwärts gekrümmte Wurzel des I^1 (nach BUTLER und HOPWOOD „. . . also in *Geogale, Limnogale,* and to a lesser extent in Microgale . . .") kommt auch bei den Potamogaliden, jedoch durchaus nicht bei allen Mitgliedern der

Gattung *Microgale* vor, bei denen die Wurzel des I^1 zwar kaum wahrnehmbar schräg nach hinten weist, jedoch – im Gegensatz zu *G. aletris* – nicht wesentlich stärker und länger als jene der anderen Incisiven ist. Eine deutliche Krümmung der Wurzel des I^1 kommt nur bei jenen Tenrecoidea vor, bei denen die ersten oberen Incisiven gegenüber der darauffolgenden vergrößert bzw. als Greifzangen ausgebildet sind.

5. In bezug auf Mächtigkeit und Lage dieser Wurzel bei *Geogale aletris* (Abb. 3) gibt es bei rezenten Tenrecoidea nichts Vergleichbares. Ähnlich schräg gelagerte und mächtige Wurzeln sind allenfalls bei Soriciden zu finden.

Ergebnisse

In dieser Arbeit wird keineswegs beabsichtigt, einen Schluß zu ziehen, welchem Tenrecoiden „*Geogale*" *aletris* nächstverwandt ist, wie dies Butler und Hopwood (1957) nach unserer und neuerdings auch nach Butlers eigener Meinung vorschnell taten.

Es scheint uns nicht zielführend, aufgrund der hier demonstrierten Unterschiede von „*Geogale aletris*" und *Geogale aurita* eine Verwandtschaft des Fossils vom Rusinga Island mit irgendeinem anderen bekannten Insectivoren zu postulieren. Dies um so mehr, als sich sicherlich einige Ähnlichkeiten mit anderen Tenrecoidea aufzeigen ließen, keineswegs aber in solcher Anzahl oder von solcher Wichtigkeit, daß eine Zuordnung zu einer anderen Gattung gerechtfertigt erscheint. Damit ist, unserer Meinung nach, eine Eigenständigkeit des Fossils gegeben und die Zuordnung zu der rezenten Gattung *Geogale* unwahrscheinlich.

Die Tabelle weist aus, daß die von Butler und Hopwood (1957) als Beweis der Zugehörigkeit des miozänen *Geogale aletris* zu *Geogale* angeführten Einzelheiten entwe-

Vergleich der von Butler und Hopwood (1957) angegebenen Einzelkriteria bei *„Geogale" aletris* mit den von uns gegenübergestellten Angaben speziell bei *Geogale aurita* und zusätzlich bei anderen Insectivora, hauptsächlich Tenrecoidea

	„Geogale" aletris	*Geogale aurita*	*Potamógale velox*	*Micropotamogale*	*Echinops*	*Setifer*	*Microgale*	andere (auch fossile) Insectivora
Butler und Hopwood								
1. Schnauze kurz	+	–	–	+	+	+	*	○
2. Infraorbitalkanal lang	+	+	–	–	+	+	–	+
3. Gaumen lang	+	–	–	+	+	+	–	○
4. Sutura praemaxillaris steil	+	–	+ bei juvenilen		–	–	–	○
5. Lage des Foramen infraorbitale	über P^3	vor P^3	über M^2	über M^2	über P^3/P^4	über M^1	über P^4/M^1	○
6. Weiter Abstand der Incisiven	+	+	–	–	+	–	*	+
7. P^2 vorhanden	?	+	+	+	–	+	+	○
Poduschka und Poduschka								
1. Gekrümmte Wurzel des I^1	–	schwach	———	bei vielen Insectivoren	———			
2. Mächtige I^1 Wurzel	+	–	–	–	–	–	–	*
3. Zweifach geknickte occlusale Umrißlinie des Maxillare	+	+	–	–	–	–	–	*

+ = ähnlich; – = nicht ähnlich; * = nur bei einzelnen Arten; ○ = variabel oder unbekannt.

der nicht mit den Gegebenheiten bei *Geogale aurita* übereinstimmen (1, 3, 4, 5), kaum brauchbar erscheinen (6), bzw. unglaubhaft (7) sind. Nur in zwei Punkten (2, 6), stimmen die beiden Formen überein, wozu noch die von Butler und Hopwood nicht erkannte, besondere Umrißlinie (10) kommt. Allerdings können die letztgenannten Kriterien – in unterschiedlichem Maße – auch bei anderen, fossilen oder rezenten Eutheria nachgewiesen werden. Hingegen muß darauf hingewiesen werden, daß einige Einzelheiten (1, 3, 4) bei anderen Tenrecoidea zu finden sind, nicht jedoch bei *Geogale aurita.* Wesentlich erscheinen uns aber Krümmung und Mächtigkeit der Wurzel des I^1 (8, 9), die mit jener bei *Geogale aurita* nicht zu vergleichen sind.

Nach unserer Ansicht ist die von beiden Autoren vorgenommene Zuordnung der beiden zeitlich voneinander so weit getrennten Arten zu einer Gattung zweifelhaft – was auch Butler in seiner letzten Arbeit (1982) zum Ausdruck bringt –, da u. a. ein Teil der ursprünglich angenommenen Merkmalsübereinstimmung nicht besteht, und einige deutliche Unterschiede vorhanden sind. Es ist daher unklar, ob es sich um einen Tenreciden, einen Potamogaliden oder um einen anderen Insectivoren handelt: Die mächtige I^1 Wurzel und die zweifach geknickte Umrißlinie der Maxillaria in Occlusalansicht unterscheiden *„Geogale" aletris* von allen übrigen verglichenen Potamogaliden- und Tenreciden-Gattungen hinreichend. Weitere Merkmale zeigen wechselnde Übereinstimmungen und Unterschiede mit anderen Genera (s. Tab.). Die Vereinigung der beiden Taxa in eine Gattung erscheint daher nicht gesichert. Damit sind die bisherigen Schlußfolgerungen in stammes- und verbreitungsgeschichtlicher Hinsicht hinfällig.

Es ist daher notwendig, die Art *„Geogale" aletris* einer neuen Gattung,

Butleriella nov. gen.

zuzuordnen, im Sinne einer Emendation nach den Internationalen Regeln für die Zoologische Nomenklatur, Artikel 67 ii (1962).

Derivatio nominis: Niemand anderer erscheint würdiger, diesem interessanten Fossil seinen Namen zu leihen, als Prof. P. M. Butler, der nicht nur als Erstbeschreiber (zusammen mit A. T. Hopwood) fungierte, sondern auch weiter darüber arbeitete.

Genusdiagnose: Fossiler zalambdodonter Insectivore mit der Oberkiefer-Zahnformel $\underline{2\ 1\ ?\ 3}$; I^1 mit auffallend mächtiger, schräg gelagerter Wurzel; beide oberen I^1 voneinander deutlich getrennt; M^3 wie bei rezenten Tenrecoiden proximal nach außen gedreht; Sutura praemaxillaris erkennbar; beim letzten Praemolaren springt die (von dorsal oder occlusal gesehene) Umrißlinie des Maxillare auffallend vor; bemerkenswerte Ausdehnung des Gaumens nach caudal; langer Infraorbitalkanal.

Typusspecies: *Butleriella* n. g. *aletris* (Butler und Hopwood) vom Rusinga Island, Kenia, aus dem Rusingan (= *Geogale aletris* Butler und Hopwood, 1957).

Danksagungen

Großen Dank schulden wir der Stiftung Volkswagenwerk, die wie die österreichische Akademie der Wissenschaften die Arbeiten an der Revision der Tenrecoidea unterstützt. Ebenso herzlichen Dank wollen wir Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. Dietrich Strack, Frankfurt a. M., und Prof. Dr. Erich Thenius, Paläontologisches Institut der Universität Wien, aussprechen, deren Ermunterung, konstruktive Kritik und Korrekturen die Arbeit ermöglichten. Herrn Prof. Dr. P. M. Butler, London, danken wir für den anregenden schriftlichen sowie mündlichen Gedankenaustausch anläßlich zweier Zusammentreffen in Helsinki und in London im British Museum (Natural History). Herrn Dr. J. J. Hooker, Palaeontological Institute, British Museum, danken wir sehr herzlich für seine kollegiale Hilfe beim Studium des Holotypus. Ms. Maria E. Rutzmoser und Prof. J. A. W. Kirsch, Museum of Comparative Zoology, Harvard University, Cambridge/Mass., Herrn Dr. Francis Petter, Musée National d'Histoire Naturelle, Paris, und Ms. P. A. JENKINS, British Museum, Zoological Department, haben wir für die Ermöglichung des Studiums der von ihnen verwalteten Sammlungen zu danken.

Nachtrag während der Drucklegung

Während der Drucklegung erfuhren wir, daß Prof. P. M. Butler seinerseits einen neuen Gattungsnamen für „*Geogale*" *aletris*, nämlich *Parageogale* nov. gen. vorgeschlagen hat, wobei aber nicht auf die Erstbeschreibung (Butler und Hopwood 1957) eingegangen wurde. Dadurch werden unsere Zweifel an der damals postulierten Gattungszusammengehörigkeit von „*Geogale*" *aletris* und *Geogale aurita* zwar bestätigt, unser neuer Gattungsnamensvorschlag (*Butleriella* n. gen.) fällt aber in Synonymie mit Butlers früher erschienenem Vorschlag. Das Zitat der Arbeit lautet: Macroscelidea, Insectivora and Chiroptera from the Miocene of East Africa. Palaeovertebrata **14** (3), 117–198 (November 1984).

Zusammenfassung

Der 1957 in Kenia gefundene Gesichtsschädel eines fossilen Insectivoren wurde von Butler und Hopwood *Geogale aletris* genannt und damit mit dem rezenten Tenreciden *Geogale aurita* in eine Gattung gestellt. Damit wurde angenommen, daß es im Miozän auch auf dem afrikanischen Kontinent Tenreciden gegeben hat.

Der Holotypus von *Geogale aletris* wurde mit mehreren Exemplaren von *Geogale aurita* und zahlreichen anderen Tenrecoidea verglichen, die Ähnlichkeiten mit *G. aurita* erschienen aber nicht gewichtig genug, die Gattungszusammengehörigkeit anzuerkennen. Dies um so mehr, als sich zahlreiche Einzelzüge durchaus auch bei anderen Insectivoren demonstrieren lassen.

Daher wird ein neuer Gattungsname, nämlich *Butleriella* nov. gen. vorgeschlagen, zu Ehren eines der Erstbeschreiber, Prof. Dr. P. M. Butler.

Literatur

Butler, P. M. (1969): Insectivores and Bats from the Miocene of East Africa: New Material. Fossil Vertebrates of Africa. Ed. by L. S. B. Leakey. Vol. **1**, 1–37.

— (1978): Insectivora and Chiroptera. In: Evolution of African Mammals. Eds.: V. J. Maglio and H. B. S. Cooke. Harvard Press: Cambridge, 57–68.

— (1982): The History of African Insectivores. Acta Zool. Fennica (im Druck).

Butler, P. M.; Hopwood, A. T. (1957): Insectivora and Chiroptera from the Miocene Rocks of Kenya Colony. Fossil Mammals of Africa **13**, 1–35.

Heim de Balsac, H. (1954): Un genre inedit et inattendue de Mammifère (Insectivore Tenrecidae) d'Afrique Occidentale. C. R. Acad. Sci. Paris **239**, 102–104.

Kraus, O. et al. (1962): Internationale Regeln für die Zoologische Nomenklatur. Deutscher Text. Senckenberg. Naturforsch. Ges., Frankfurt/Main.

Kuhn, H.-J. (1964): Zur Kenntnis von *Micropotamogale lamottei* Heim de Balsac, 1954. Z. Säugetierkunde **29**, 152–173.

Lillegraven, J. A.; McKenna, M. C.; Krishtalka, L. (1981): Evolutionary Relationships of middle Eocene and younger species of *Centetodon* (Mammalia, Insectivora, Geolabidinae) with a description of the dentition of *Ankylodon* (Adapisoricidae). Univ. Wyoming Publ. **45**, 1–115.

Muller, J. (1935): Die Orbitotemporal Region of the Skull of the Mammalia. Arch. néerland. Zool. (Leiden) **1**, 118–259.

Poduschka, W.; Poduschka, Ch. (1982): Die taxonomische Zugehörigkeit von *Dasogale fontoynonti* G. Grandidier, 1928. Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-naturw. Kl. Abt. I, **5**, 5.– 10. Heft, 253–264.

— — (1983): Zahnklassifizierung und Gaumenfalten bei *Geogale aurita* Milne Edwards und Grandidier, 1872 (Insectivora: Tenrecidae). Biol. Rdsch. **21**, 357–361.

Anschrift der Verfasser: Dr. Walter Poduschka und Ch. Poduschka, Rettichgasse 12, A–1140 Wien, Österreich

Echoortungsverhalten des Flughundes *Rousettus aegyptiacus* (Megachiroptera)

Von H. Herbert

Zoophysiologisches Institut der Universität Tübingen

Eingang des Ms. 9. 2. 1985

Abstract

Echolocation behaviour in the Megachiropteran Bat, Rousettus aegyptiacus

Investigated were echolocation sounds and echolocation behaviour in the Megachiropteran bat *Rousettus aegyptiacus*.The echolocating bat *Rousettus* uses its echolocation system only in darkness. The bats' echolocation sounds always occur in groups of two clicks (double groups, Fig. 1).

Click duration is about 0.6 ms to 1.0 ms, its frequency range extends from 12–70 kHz with a maximum in intensity at about 20–40 kHz (Fig. 3). The interclick-intervall in the double groups lies between 15 ms and 20 ms (Fig. 2).

Depending on the orienting situation *Rousettus* alters its double group emission rate. In free flight the emission rate is between 7 Hz and 9 Hz, during approach flight it is increased up to 11–16 Hz (Fig. 4).

Recordings with a highspeed movie camera show that there is a correlation between wing beat and sound emission. Depending on the orienting situation *Rousettus* produces one or two pairs of echolocation clicks per wing beat. In free flight one pair of clicks is produced in the middle of the downstroke. In approach flight two pairs per wingbeat occur. The first group is emitted during downstroke, the second during upstroke (Figs. 5–7).

Einleitung

Flughunde der Gattung *Rousettus* sind die einzigen Megachiropteren, die sich mittels Echoortung orientieren können (Moehres 1953; Moehres und Kulzer 1956; Kulzer 1956, 1958; Novick 1958; Griffin et al. 1958). Eine erste systematische Untersuchung zur Echoortung der Megachiropteren wurde von Novick (1958) durchgeführt. Er untersuchte 12 Arten aus 8 Gattungen und fand, wie schon vorher Moehres (1953) bei *R. aegyptiacus*, daß sich *R. seminudus* und *R. amplexicaudatus* ebenfalls akustisch orientieren. Als weitere echoortende Species wird *R. leschenaultii* beschrieben (Habersetzer, pers. Mitteilung). Auch den Flughunden *Stenonycteris lanosus* (Kingdon 1974) und *Epomophorus wahlbergi* (Wickler und Seibt 1974; Wickler 1976) wird die Fähigkeit zur Echoortung zugesprochen, eindeutige Belege hierfür fehlen jedoch.

Zur Erzeugung der Ortungslaute verwendet *Rousettus* einen anderen Mechanismus als die große Gruppe der echoortenden Mikrochiropteren. Kulzer (1960) konnte an *R. aegyptiacus* zeigen, daß die Laute nicht vokal erzeugt werden, sondern durch ein Absprengen der Zunge von der Mundbodenwanne entstehen. Nach Durchtrennung des N. hypoglossus blieben die Laute aus. Diese Ortungssignale werden einheitlich als kurze, breitbandige Klicklaute beschrieben. Jeweils zwei Laute sind zu einer Doppelgruppe zusammengefaßt (Moehres und Kulzer 1956; Novick 1958; Kulzer 1960; Pye 1967; Sales und Pye 1974; Roberts 1975; Summers 1983). Weitere Angaben werden über physikalische Parameter der Ortungslaute (Zeitverlauf, Lautdauer, Frequenzverteilung) und Richtcharakteristik des Ortungssystems (Summers 1983) gemacht.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5003-0141 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 141–152

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Beobachtungen zum Echoortungsverhalten von *Rousettus* wurden von Moehres und Kulzer (1956), Novick (1958) und Kulzer (1960) beschrieben. Summers (1983) fand, daß bei Annäherung an ein Hindernis die Aussenderate der Doppelgruppen erhöht wird, die Lautstruktur jedoch gleich bleibt. Griffin et al. (1958) und Summers (1983) untersuchten in Hindernisversuchen die Leistungsfähigkeit des Echoortungssystems von *Rousettus.* Sie konnten zeigen, daß die Tiere noch Drähte von 0,46 mm bzw. 0,31 mm Durchmesser wahrnehmen können. Ausschalten eines Klicks einer Doppelgruppe durch unilaterale Neurotomie des N. hypoglossus verschlechterte die Hindernisleistung drastisch. Maskierung der Ortungslaute mit Bandpaßrauschen (12–32 kHz) führte ebenfalls zu einer Verringerung der Ortungsleistung. Summers (1983) schloß daraus auf den für die Echoortung wichtigen Frequenzbereich im Ortungslautspektrum.

Mit der vorliegenden Untersuchung sollen weitergehende quantitative Ergebnisse über Ortungslaute und Ortungsverhalten von *R. aegyptiacus* vorgestellt werden. Insbesondere soll gezeigt werden, wie die Aussenderate der Ortungslaute unterschiedlichen Orientierungssituationen angepaßt wird und inwieweit die Lautaussendung mit dem Flügelschlag korreliert ist.

Material und Methode

Versuchstiere

Die Untersuchungen wurden an Megachiropteren der Art *Rousettus aegyptiacus* durchgeführt (N = 10). Die Tiere stammen aus Kairo, Ägypten.

Lautaufnahmen

Ortungslautaufnahmen, die zur Frequenzanalyse verwendet wurden, erfolgten in einem mit schalldämmendem Material ausgekleideten Flugraum (4 m × 2,6 m × 2,1 m). Die Laute wurden mit einem ¼-Zoll-Kondensatormikrophon (Brüel und Kjaer, Type 4135) mit Vorverstärker (B und K 2619) aufgenommen, mit einem Meßverstärker (B und K 2606) verstärkt und anschließend auf einem Tonband (Philips-ANA-LOG 7) mit 75 cm/s auf zwei Direktkanälen mit unterschiedlicher Eingangsempfindlichkeit aufgezeichnet (Frequenzgang des Tonbandes bei 75 cm/s: 250 Hz – 100 kHz, +4 bis −3 dB). Ausschließlich das Mikrophon befand sich im Flugraum.

In einem zweiten Versuchsansatz wurde die Ortungslautaussendung während langer, hindernisfreier Flüge und bei Annäherung an den Landeplatz aufgenommen. Als Flugraum diente ein 15 m langer Gang. Es wurden zwei Mikrophone so in Längsrichtung des Ganges aufgestellt, daß sie von dem vorbeifliegenden Flughund nacheinander beschallt wurden. Die Signale wurden getrennt verstärkt und parallel auf zwei Tonbandkanälen registriert (Geräte wie oben beschrieben). Damit war die Erfassung der Lautaussendung während einer Flugstrecke von ca. 10 m möglich.

Lautanalyse

Die Analyse der Ortungslaute bezüglich ihres Frequenz-Zeit-Verlaufes erfolgte mit einem Echtzeitspektrumsanalysator (Ubiquitous UA 500, Nicolet). Die Signale wurden vom Tonband 32fach verlangsamt abgespielt und analysiert. Die aufeinanderfolgenden Echtzeitspektren wurden auf einem Oszillographen abgebildet. Über den Z-Eingang des Oszillographen wurde, entsprechend der spektralen Verteilung der Schallenergie, der Strahl hellgesteuert und mit einer Oszillographenkamera (Recordine, Tönnies) mit 20 mm/s abgefilmt. Der Dynamikbereich dieser Echtzeitspektren von gerade noch sichtbarem Grauton bis voller Schwärzung beträgt 46 dB. Bei der gewählten Einstellung des Analysators ergibt sich eine Frequenzauflösung von 640 Hz.

Leistungsspektren

Zur Bestimmung des relativen Schalldrucks der in den Ortungslauten enthaltenen Frequenzen wurden Leistungsspektren von Einzellauten aufgenommen (Ubiquitous UA 500) und mit einem X-Y-Plotter (Servogor X-Y) ausgeschrieben. Mit dem gewählten Analysebereich ergab sich ein Frequenzbereich von 0–80 kHz und ein Dynamikbereich von 30 dB. Der Spitzenrauschpegel der Aufnahmen lag bei −30 dB (untere Grenze der Darstellung in Abb. 3B).

Schalldruckverlauf

Zur Aufnahme von Oszillogrammen wurden die Ortungslaute 128fach verlangsamt abgespielt, ihre Amplitude auf einem Oszillographen dargestellt und mit der Oszillographenkamera (500 mm/s) vom Oszillographenschirm abgefilmt. Aus den Oszillogrammen wurde die Lautdauer bestimmt.

Synchrone Registrierung von Ton und Bild

Um eine Zuordnung von Flügelschlag und Lautaussendung zu erhalten, wurden Flüge mit einer Hochgeschwindigkeitskamera (ARRIFLEX 16 SR highspeed) mit 150 Bildern/s gefilmt. Beleuchtet wurde mit zwei Stroboskoplampen. Die Kamera erfaßte eine Flugstrecke von ca. 4 m. Die Tonaufnahmen erfolgten mit zwei Mikrophonen, deren Signale getrennt verstärkt und auf zwei Tonbandkanälen registriert wurden. Auf dem einen Kanal wurden die Ortungslaute, auf einem zweiten die Geräusche der Stroboskopblitze aufgenommen. Jeder Stroboskopblitz entspricht einem belichteten Filmbild. Zusätzlich zu den Stroboskopblitzen wurde in unregelmäßigen Abständen ein Zusatzblitz gezündet (Synchronisationsblitz). Dieser erzeugte auf dem Film ein überbelichtetes Bild und auf der Tonspur einen zusätzlichen Peak. Über diesen Synchronisationsblitz wurde eine eindeutige zeitliche Zuordnung von Bild und Ton und somit von Ortungslautaussendung und Flügelschlag möglich. Bei der Auswertung wurde die Laufzeit der Ortungslaute zum Mikrophon berücksichtigt. Aus den Filmbildern wurde über Einzelbildprojektion jeweils der untere (UT) und obere Flügelumkehrpunkt (OT) festgelegt. Danach wurde die Phasenlage der Ortungslaute in der jeweiligen Flügelschlagperiode, beginnend am OT, bestimmt (Methode nach HEBLICH 1983).

Ergebnisse

Struktur der Ortungslaute

Bei hellem Licht orientiert sich *Rousettus aegyptiacus* wie alle anderen Megachiropteren (NOVICK 1958) ausschließlich visuell. Erst mit zunehmender Dunkelheit senden die Tiere im Flug Ortungslaute aus. Die Lautaussendung beginnt kurz vor dem Abflug und endet nach der Landung. Hängende Tiere senden nur sehr vereinzelt Ortungslaute aus. In Abb. 1 ist eine kurze Serie von Ortungslauten eines in Dunkelheit fliegenden Tieres dargestellt.

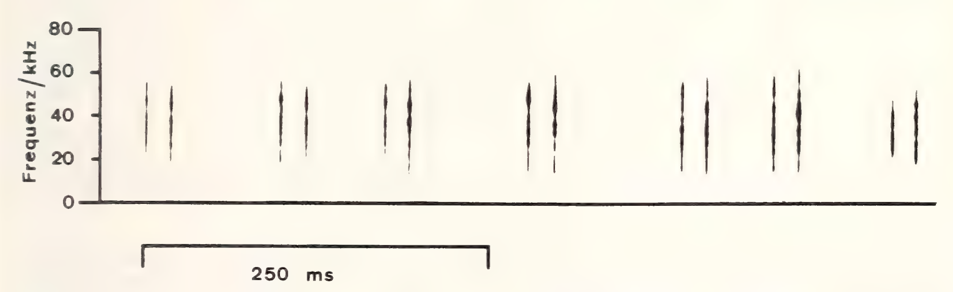


Abb. 1. Serie von Ortungslauten eines in Dunkelheit fliegenden *Rousettus aegyptiacus.* Jeweils zwei eng benachbarte Einzellaute bilden eine Doppelgruppe

Jeweils zwei Klicklaute bilden eine Doppelgruppe. Der Abstand der Laute innerhalb einer Doppelgruppe (Interklickintervall) ist relativ konstant. Ca. 80 % der Doppelgruppen von zwei untersuchten Individuen hatten ein Interklickintervall von 15–20 ms (Abb. 2).

Die Oszillogramme des 1. und 2. Klicks einer Doppelgruppe sind in Abb. 3A dargestellt. Die Umhüllende dieses Signals steigt steil an und fällt im weiteren Verlauf exponentiell ab. Die Lautdauer liegt zwischen 0,6 und 1,0 ms (N = 8).

Das Echtzeitspektrum der Ortungslaute (Abb. 1) zeigt, daß es sich um breitbandige Signale handelt, die sich bis weit in den Ultraschallbereich erstrecken. Der relative Schalldruck der einzelnen Frequenzanteile ist im Powerspektrum (Abb. 3B) dargestellt.

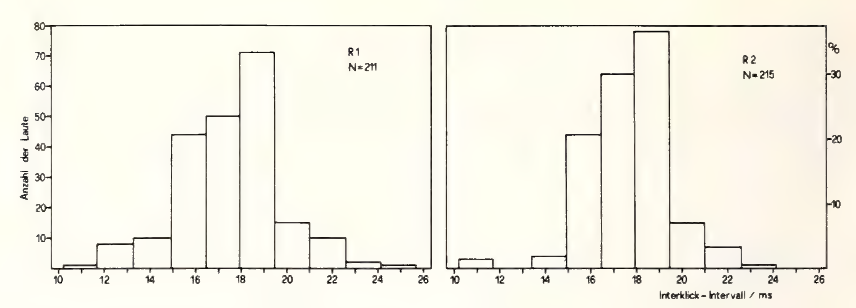


Abb. 2. Interklickintervall-Histogramm der Doppelgruppen zweier *R. aegyptiacus* (R 1, R 2)

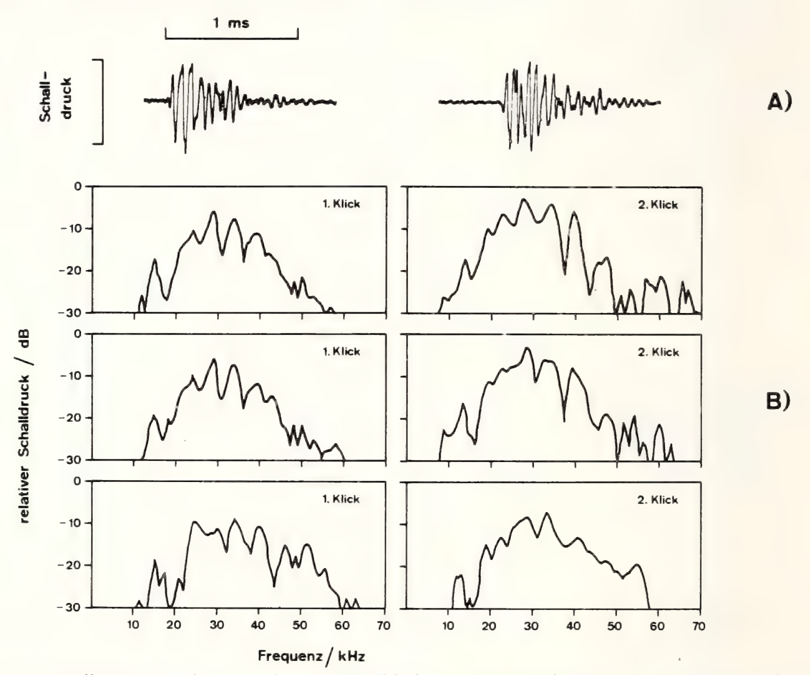


Abb. 3. A: Oszillogramme des 1. und 2. Ortungsklicks einer Doppelgruppe. B: Leistungsspektren der Ortungslaute (repräsentative Spektren von 6 Einzelklicks, d. h. 3 Doppelgruppen)

Die Schallenergie ist nicht gleichmäßig verteilt, es heben sich bestimmte Frequenzbereiche deutlich hervor. Das erste Intensitätsmaximum erscheint bei 12–15 kHz. Es handelt sich hierbei um den als leises Klicken hörbaren Anteil der Laute. Im Bereich von 20–40 kHz liegt die Hauptintensität. Auf der hochfrequenten Flanke fällt die Intensität steil ab. In einzelnen Fällen war noch Schallenergie bis knapp unter 70 kHz vorhanden. Der 20–40-kHz-Ultraschallanteil der Laute liegt 10–15 dB über dem hörbaren Anteil der Laute und dem hochfrequenten Anteil (Frequenzen über 45 kHz). Bei etwa der Hälfte der analysierten Doppelgruppen eines Tieres (N = 16) ist der 1. Klick bis zu 5 dB schwächer als der 2. Klick, in den restlichen Fällen sind sie gleichlaut.

Wiederholrate der Ortungslaute

Die Ortungslautaussendung wurde in zwei definierten Flugsituationen registriert: im hindernisfreien Flug und im Landeanflug mit anschließender Landung. Der Doppelgrup-

penabstand ändert sich in Abhängigkeit von der Orientierungssituation der Tiere. Im freien Flug werden die Doppelgruppen meist in einem Abstand von 110–150 ms ausgesendet. Das entspricht einer Wiederholrate von 7–9 Hz (Abb. 4A). Abstände über 160 ms treten nur sehr vereinzelt auf. Hin und wieder kommt auch im freien Flug eine kurzzeitige Erhöhung der Wiederholrate vor. Bei Landeanflügen kann man eine deutliche Verringerung der Doppelgruppenabstände auf 65–90 ms feststellen (Abb. 4B). Die Aussenderate der Ortungslaute erhöht sich also auf 11–16 Hz. Das entspricht etwa einer Verdoppelung gegenüber der Aussenderate im freien Flug. Außer im Doppelgruppenabstand zeigt sich vor der Landung auch eine Veränderung im Interklickintervall. Die in der Annäherungsphase kurz vor der Landung ausgesendeten Doppelgruppen haben Intervalle, die kleiner sind als das mittlere Interklickintervall aller Doppelgruppen eines Fluges. In Abb. 4C und 5B sind diese Doppelgruppen mit einem Pfeil markiert (Flug 1: mittleres Interklickintervall = 18,05 ms, Mittelwert aus 18 Doppelgruppen des Fluges; Flug 2: mittleres Intervall =

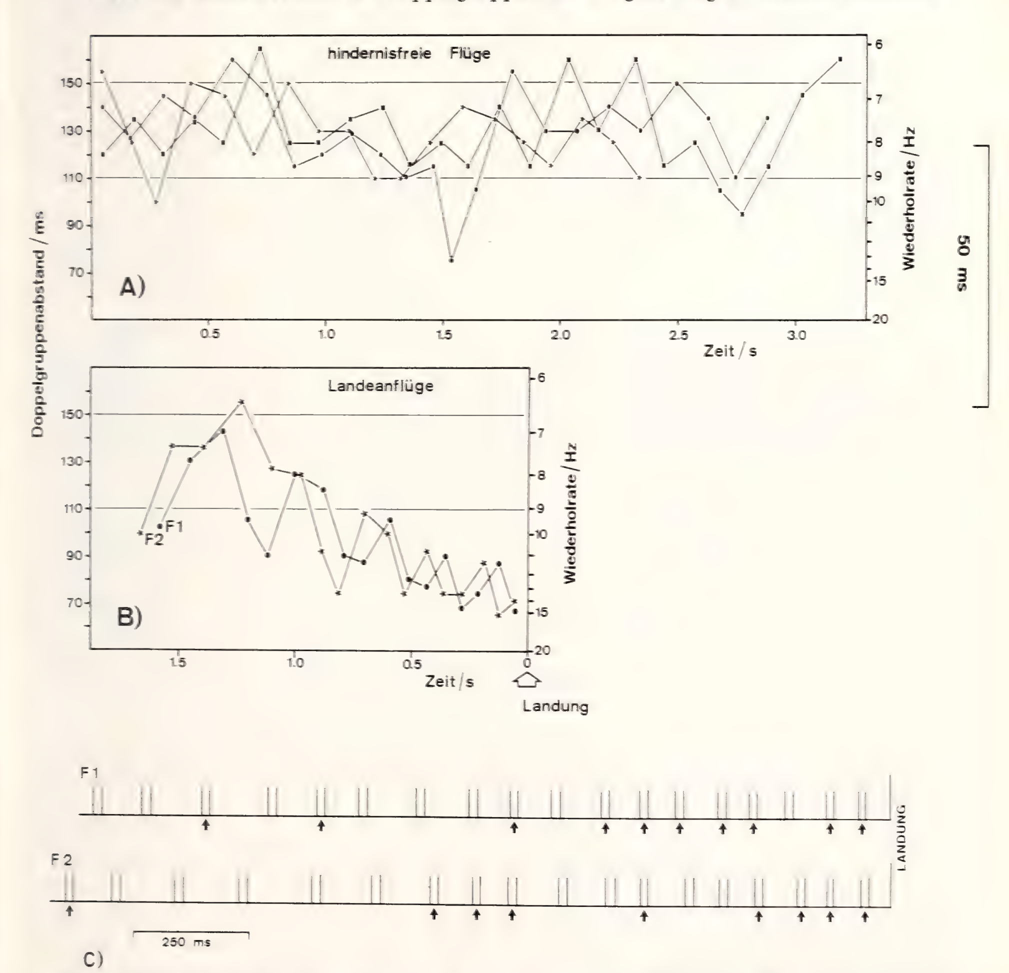


Abb. 4. Wiederholrate der Doppelgruppen. A: Im hindernisfreien Flug (drei Flüge von 3 verschiedenen Tieren). B: Veränderung der Wiederholrate während des Landeanfluges (2 typische Flüge [F 1, F 2] zweier Individuen). C: Doppelgruppenmuster der Flüge F 1 und F 2. Doppelgruppen, deren Interklickintervalle kleiner sind als das mittlere Interklickintervall aller Doppelgruppen eines Fluges, sind mit einem Pfeil markiert

18,08 ms, Mittelwert aus 19 Doppelgruppen des Fluges). Die Doppelgruppen mit Intervallen kürzer als 18 ms treten gehäuft vor der Landung auf, also dann, wenn sich auch der Doppelgruppenabstand verringert (Abb. 4B).

Ortungslautaussendung und Flügelschlag

Flügelschlagfrequenz und Lautaussendefrequenz im freien Flug sind beide mit 7–8 Hz etwa gleich groß. Dies läßt vermuten, daß Lautaussendung und Flügelschlag korreliert sind. Abb. 5A zeigt Ortungslaute und Flügelschlag eines frei fliegenden Tieres. In dieser

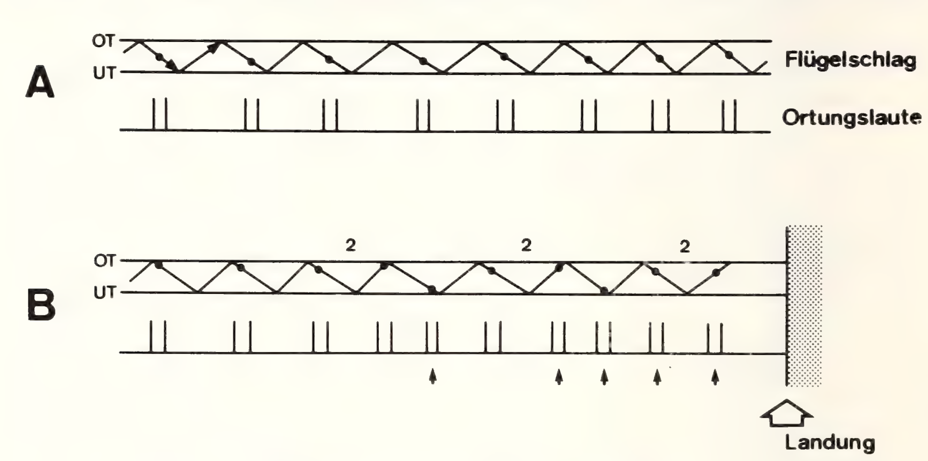


Abb. 5. Zuordnung von Flügelschlagphase und Ortungslautaussendung. Obere Spur: Flügelschlag (OT = oberer, UT = unterer Flügelumkehrpunkt). Untere Spur: Zeitpunkt der Ortungslautaussendung. Die Mitte der Doppelgruppe wurde nach oben in den jeweiligen Flügelanschlag projiziert (Punkt). A: freier Flug. B: Landeanflug mit anschließender Landung. Die Pfeile markieren Doppelgruppen mit kleinen Interklickintervallen. (2): Flügelschlag mit 2 Doppelgruppen

Orientierungssituation erzeugt *Rousettus* pro Flügelschlag eine Doppelgruppe. Sie liegt in der Mitte der Abschlagphase. Von einem Versuchstier (R I) wurden 96 Doppelgruppen, die überwiegend im freien Flug erzeugt wurden, ausgewertet. In Abb. 6 ist jeweils die Phasenlage einer Doppelgruppe in der entsprechenden Flügelschlagperiode aufgetragen. Das Histogramm (Abb. 6) zeigt, daß die Lautaussendung bevorzugt in der Abschlagphase erfolgt. Mehr als 80 % der Laute sind in der Mitte des Abschlags angeordnet. Selten werden 2 Doppelgruppen in einem Abschlag oder Doppelgruppen im Flügelaufschlag (nur ca. 5 %) ausgesendet.

Wie oben gezeigt, erhöht *Rousettus* die Wiederholrate der Ortungslaute beim Anflug an den Landeplatz. Dabei werden maximal zwei Doppelgruppen pro Flügelschlag erzeugt. In Abb. 5B ist ein Landeanflug dargestellt. Im Gegensatz zum freien Flug (Abb. 5A) treten hier auch in der Aufschlagphase Laute auf. Werden zwei Doppelgruppen pro Flügelschlag erzeugt, so liegt die erste im Abschlag und die zweite im Aufschlag. Auffallend ist, daß nach jedem Flügelschlag mit 2 Doppelgruppen immer ein Flügelschlag folgt, in dem nur 1 Doppelgruppe erzeugt wird. Diese liegt dann wieder im Flügelabschlag, allerdings zum unteren Umkehrpunkt (UT) hin verschoben. Von einem zweiten Versuchstier (R II) wurden freie Flüge und Landeanflüge registriert und getrennt dargestellt. Je nach Orientierungssituation ist die Verteilung der Doppelgruppen in bezug auf den Flügelschlag unterschiedlich. Während das Histogramm des freien Fluges eine ähnliche Verteilung zeigt wie die in Abb. 6A, ist das für die Landeanflüge davon deutlich verschieden (Abb. 6B). Es treten sehr viel häufiger 2 Doppelgruppen pro Flügelschlag auf (Abb. 6B oben). Sie werden

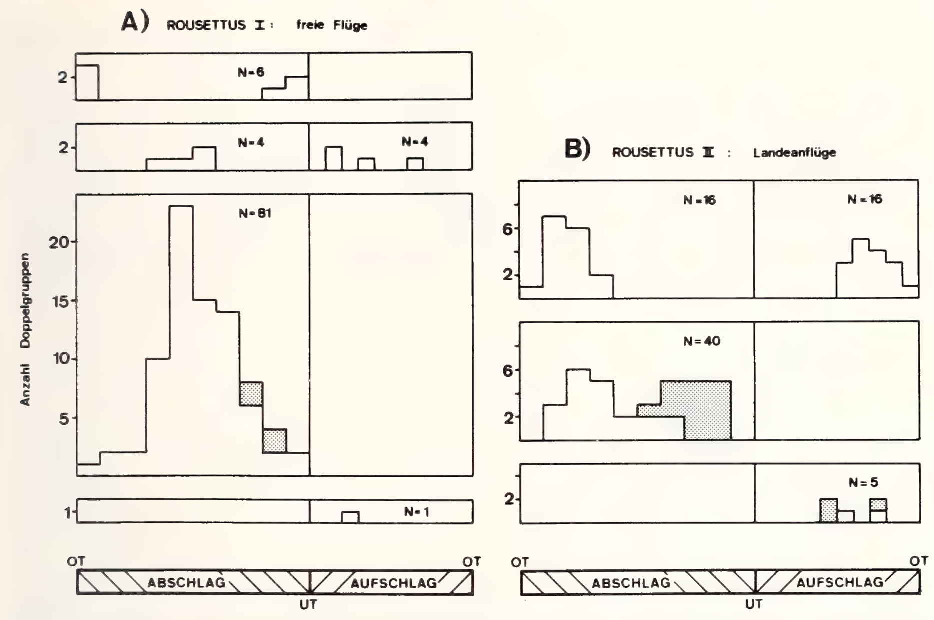


Abb. 6. Verteilung der relativen Lage der Ortungslaute (Mitte der Doppelgruppen) im Flügelschlag. A: Bei einem frei fliegenden Flughund (R I). B: Bei Landeanflügen mit anschließender Landung (R II)

am Beginn des Abschlages und am Ende des Aufschlages erzeugt. Bei nur einer Doppelgruppe pro Flügelschlag (im Abschlag, Abb. 6B Mitte) können zwei Populationen unterschieden werden. Die grau unterlegten Ortungslaute folgen jeweils nach Flügelschlägen mit 2 Doppelgruppen, während die zweite Population in Lautfolgen von 1 Doppelgruppe pro Flügelschlag auftrat. Folgt eine Doppelgruppe auf einen Flügelschlag mit 2 Doppelgruppen, so ist sie zum UT hin verschoben (s. dazu auch Abb. 5B). Zwei weitere Flughunde (R III, R IV) verhielten sich bezüglich Flügelschlag und Lautaussendung in gleichen Orientierungssituationen weitgehend ähnlich. Nennenswerte individuelle Unterschiede und Besonderheiten traten nicht auf.

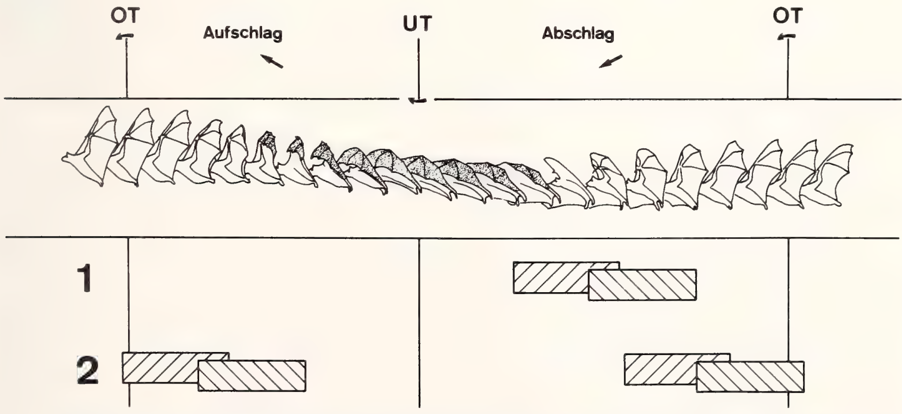


Abb. 7. Eine nach Filmbildern gezeichnete Flügelschlagperiode eines fliegenden *Rousettus aegyptiacus.* Die schraffierten Balken kennzeichnen die Bereiche im Flügelschlag, in denen die Ortungslaute am häufigsten ausgesendet werden. 1: Im freien Flug in der Mitte des Abschlages. 2: Im Landeanflug zum Beginn des Abschlages und am Ende des Aufschlages

Ortungslaute bei Jungtieren

Echoortungslaute wurden auch von einem noch flugunfähigen 5 Tage alten Jungtier registriert. Von der Mutter getrennt und in der Hand gehalten erzeugte es vereinzelte, in der Intensität schwache Klicklaute. Es traten Einzelklicks und Doppelgruppen in unregelmäßiger Abfolge auf. Ein wesentlicher Unterschied zu den Doppelgruppen adulter Tiere bestand im Interklickintervall. Es betrug hier 30–35 ms (N = 4). Bei einem etwa 60 Tage alten Jungtier wurden, neben vielen Einzelklicks, Doppelgruppen mit einem Interklickintervall von ca. 20 ms registriert. Die Frequenzverteilung in den Klicks unterschied sich bei beiden Jungtieren nicht wesentlich von dem der adulten Flughunde.

Diskussion

Im Gegensatz zu den Mikrochiropteren, die ständig Echoortung verwenden, setzt *Rousettus* sein aktives Ortungssystem erst bei Dunkelheit ein. Moehres und Kulzer (1956) und Novick (1958) fanden eine Abhängigkeit der Lautintensität von den Beleuchtungsverhältnissen. Im Hellen fliegen die Tiere ohne Lautaussendung. Erst mit zunehmender Dunkelheit werden die Ortungsklicks lauter und regelmäßiger ausgesendet. Beim Übergang von Dämmerlicht zu Dunkelheit nehmen die Laute um das 2–7fache in ihrer Intensität zu (Moehres und Kulzer 1956). Auf Grund dieses Verhaltens bezeichnet Summers (1983) *Rousettus* als fakultativen Echoorter. Eigene Versuche zeigten, daß abrupte Dunkel/Hell-Wechsel während des Fluges vom Tier mit ebenso abruptem Orten/Nichtorten beantwortet wurden. Das deutet auf eine starke Dominanz des „optischen" gegenüber dem „akustischen Sinn" hin. *Rousettus* besitzt wie alle Megachiropteren große, an das Dämmerungssehen angepaßte Nachtaugen (Neuweiler 1962). Ebenso zeigt das Gehirn von *Rousettus* eine Hypertrophie in Strukturen der Sehbahn (Schneider 1966). Mikrochiropteren hingegen haben stark ausgebildete Kerngebiete in der Hörbahn (Henson 1970).

Die zur Lautanalyse herangezogenen Ortungsklicks wurden während des Fluges in einer schallisolierten Kabine aufgenommen. Das Oszillogram der Laute zeigt den typischen Verlauf eines transienten Signals: ein steiler Anstieg der Amplitude mit einem exponentiellen Abfall (Abb. 3A). Die Laute sind 0,6–1 ms lang. Angaben anderer Autoren über die Lautdauer variieren von 5,6 ms (Kulzer 1960) über 3,5–4 ms (Novick 1958) bis 1–2 ms (Pye 1974) und 0,1 ms bis zum Abfallen auf 50 % der Maximalamplitude (Summers 1983). Die Abweichungen beruhen wohl auf unterschiedlichen Aufnahmebedingungen oder Analysemethoden. So wurde die Lauterzeugung bei Summers (1983) am fixierten Tier durch Reizung des Colliculus inferior ausgelöst. In allen anderen Untersuchungen wurden die Laute von fliegenden Tieren registriert.

Die Angaben verschiedener Autoren über den Frequenzumfang der Ortungslaute decken sich weitgehend mit eigenen Ergebnissen. Einheitlich werden ein Peak im hörbaren Bereich von 10–18 kHz und Ultraschallanteile bis etwa 80 kHz mit einem Maximum um 30 kHz beschrieben (Sales und Pye 1974; Roberts 1975; Summers 1983). Bei einem Vergleich der Frequenzspektren von Ortungslauten zweier Tiere fand Summers (1983) zum einen, daß die Spektren individualspezifisch sind, außerdem unterschieden sich bei einem Versuchstier die Spektren der auf der linken und rechten Mundseite erzeugten Klicks. Der Unterschied manifestiert sich nicht im Frequenzumfang, sondern im Intensitätsunterschied einzelner Frequenzanteile zueinander. Ebenso bestanden Intensitätsunterschiede zwischen dem 1. und 2. Klick einer Doppelgruppe. Die in dieser Untersuchung vorgestellten Leistungsspektren (Abb. 3B) müssen somit als individuelle Spektren eines Versuchstieres betrachtet werden. Die Lage der Intensitätsmaxima (12–15 kHz bzw. 20–40 kHz) deckt sich jedoch weitgehend mit denen von Summers (1983). Roberts (1975) zeigte,

daß die Konzentrierung von Schallenergie auf bestimmte Frequenzen durch die Resonanzeigenschaften des Mundraumes erzeugt werden.

In einer Hindernisdressur untersuchte SUMMERS (1983) die Detektionsleistung des Ortungssystems von *Rousettus.* Sie fand, daß ein Versuchstier noch Drahtstärken von 0,31 mm Durchmesser detektieren konnte. Durch Maskierung der Laute mit Bandpaßrauschen unterschiedlicher Bandbreite stellte sie fest, daß *Rousettus* zur Echoortung die Frequenzen im Bereich von 16–32 kHz benötigt. Das deckt sich sowohl bei SUMMERS (1983) wie auch in den Spektren der vorliegenden Arbeit (Abb. 3B) zu etwa 2/3 mit dem Intensitätsmaximum der Ortungsklicks. Da SUMMERS jedoch nie Rauschen über 32 kHz verwendete, kann nicht ausgeschlossen werden, daß auch höherfrequente Anteile der Laute einen Beitrag zur Echoortung leisten.

Von den Fledermäusen ist schon lange bekannt, daß sie bei Annäherung an ein Hindernis oder an Beute die Wiederholrate der Ortungslaute und somit den Informationsfluß erhöhen. Nach Überwindung des Hindernisses wird die Wiederholrate wieder abgesenkt und bleibt im weiteren hindernisfreien Flug niedrig (GRIFFIN et al. 1960). Da in Dunkelheit fliegende Flughunde in ähnliche Orientierungssituationen kommen, z. B. der Anflug an den Landeplatz, wäre ein solches Verhalten auch für sie von Vorteil. Die Experimente haben gezeigt, daß *Rousettus* im hindernisfreien Flug Doppelgruppen mit einer Wiederholrate von 7–9 Hz aussendet. Nähert sich das Tier seinem Landeplatz, wird die Aussenderate auf 11–16 Hz erhöht (Abb. 4A, B). SUMMERS (1983) konnte im Hindernisflug ebenfalls eine Erhöhung der Aussenderate feststellen. Kurz vor dem Hindernis wurden Wiederholraten von 13 Hz bzw. 15 Hz registriert (Mittelwerte zweier Tiere). Nach Passieren des Hindernisses wurde die Aussenderate auf 5 Hz bzw. 8 Hz gesenkt. Zusätzlich kann man feststellen, daß auch das Interklickintervall im Landeanflug verringert wird (Abb. 4C). Hierbei handelt es sich jedoch offenbar nur um einen Nebeneffekt, der vielleicht darin begründet ist, daß *Rousettus,* um die Aussenderate zu erhöhen, die Bewegung der Zunge beschleunigen muß. Nur so können zusätzliche Doppelgruppen erzeugt werden. Als Folge davon tritt dann ein kürzeres Interklickintervall auf.

Die Erhöhung des Informationsflusses kurz vor dem Hindernis bzw. kurz vor der Landung scheint für das Tier notwendig zu sein, um das Hindernis vermeiden bzw. sicher landen zu können. SUMMERS (1983) reduzierte durch einseitige Durchtrennung des N. hypoglossus die Klickaussenderate auf die Hälfte. Als Folge davon war das Tier im Hindernisflug drastisch schlechter. Ein 3 mm dicker Draht wurde nur noch so gut lokalisiert wie der 0,31 mm dicke Draht vor der Operation. Es fand keine kompensatorische Erhöhung der Aussenderate statt. Offenbar ist, bedingt durch den Mechanismus der Lautproduktion mit der Zunge, bei ca. 16 Hz die maximale Wiederholrate erreicht.

Das Interklick-Intervall der Doppelgruppen wurde von 2 Tieren ohne Berücksichtigung der Orientierungssituation bestimmt. Die Verteilung der Klickabstände ist bei beiden Tieren sehr ähnlich, ca. 80 % der Doppelgruppen haben ein Interklick-Intervall von 15–20 ms. Diese Werte stimmen überein mit den Angaben von SALES und PYE (1974) und SUMMERS (1983) für *R. aegyptiacus.* Daten von GRINNELL und HAGIWARA (1972) und SALES und PYE (1974) deuten außerdem darauf hin, daß die Interklick-Intervalle artspezifisch sind. Sie fanden übereinstimmend für *R. amplexicaudatus* Abstände von 30 ms.

Mikrochiropteren senden vokal erzeugte Ortungslaute aus, die als Einzellaute oder als Lautgruppen auftreten. Wie SCHNITZLER (1968) für drei Fledermausarten zeigen konnte, ist die Anordnung der Laute in Gruppen durch den Atemrhythmus der Tiere bedingt. Einzellaute bzw. Lautgruppen werden während der Ausatemphase erzeugt, in der Einatemphase entsteht eine längere Pause. Da aber bei Fledermäusen auch der Flügelschlag mit der Atmung korreliert ist (SAALFELD 1939; SUTHERS et al. 1972), lag es nahe, einen Zusammenhang zwischen Lautaussendung und Flügelschlag zu postulieren. SCHNITZLER (1971) und HEBLICH (1983) stellten fest, daß fliegende Rhinolophiden pro Flügelschlag einen Einzellaut oder eine Gruppe von Lauten aussenden.

Die vorliegende Untersuchung hat gezeigt, daß auch bei den echoortenden Megachiropteren Flügelschlag und Ortungslautaussendung korreliert sind. Obwohl die Lauterzeugung nicht vokal erfolgt (KULZER 1960) und somit die Lautaussendung nicht zwingend mit Flügelschlag und Atmung gekoppelt sein muß, findet man bei *Rousettus* eine strenge Korrelation der Ortungslautaussendung mit dem Flügelschlag. Im freien Flug wird eine Doppelgruppe in der Mitte des Flügelabschlages erzeugt. Lediglich im Landeanflug, wenn die Aussenderate erhöht wird, erzeugt *Rousettus* eine zusätzliche Doppelgruppe im Flügelaufschlag. Nach einem Flügelschlag mit zwei Doppelgruppen folgt immer ein Flügelschlag mit einer Doppelgruppe, die wieder im Abschlag liegt. Diese ist dann zum UT hin verschoben (siehe Abb. 5B und Abb. 6B Mitte, grau unterlegter Block). Der Grund dafür ist wohl in der Art der Lauterzeugung zu finden. Da das Tier bestrebt ist, einzelne Doppelgruppen immer im Abschlag zu produzieren, ist dies der frühestmögliche Zeitpunkt im Abschlag, zu dem dies erfolgen kann.

Alle 4 Versuchstiere erzeugten im freien Flug (wenn die Aussenderate bei 7–9 Hz lag) fast nie Doppelgruppen im Flügelaufschlag. Dies trat meist dann auf, wenn das Tier vom 2er-Rhythmus auf den 1er-Rhythmus umschaltete. Die Daten vermitteln ferner den Eindruck, daß im freien Flug die Lautaussendung während des Aufschlages aktiv vermieden wird.

MOEHRES und KULZER (1956) beschreiben, daß fliegende Tiere eine gewisse Synchronisierung der Ortungslaute mit dem Flügelschlag zeigen, je Flügelschlag registrieren sie im Mittel 1,8 Ortungslaute. Die Daten wurden jedoch nicht synchron registriert und ohne Berücksichtigung der Orientierungssituation gemittelt.

Über einen kausalen Zusammenhang von Flügelschlag und Ortungslautaussendung kann keine Aussage gemacht werden. Die Tatsache der strengen Korrelation zwischen Lautaussendung, Flügelschlag und somit Atmung läßt vermuten, daß die Bewegung der Zunge während der Lautaussendung mit dem Inspirations- und Exspirationsstrom der Atemluft synchronisiert sein muß.

Die von verschiedenen Autoren (BELKNAP und SUTHERS 1982; BROWN 1973; GRINNELL und HAGIWARA 1972; SUTHERS und SUMMERS 1980) erstellten Hörschwellenkurven zeigen keine eindeutige Anpassung an die für die Echoortung wichtigen Frequenzen. Lediglich die absolute Verhaltenshörschwelle eines operant konditionierten *Rousettus* zeigt ein zweites Minimum bei 20 kHz (SUTHERS und SUMMERS 1980). Da auch die Kommunikationslaute der Flughunde Schallenergie im Ultraschallbereich bis etwa 50 kHz haben (HERBERT 1980), ist in den Hörschwellenkurven auch keine besonders niedrige Schwelle als Anpassung an Echoortung zu erwarten. Lediglich elektrophysiologische Ableitungen im Colliculus inferior von *R. amplexicaudatus* (GRINNELL und HAGIWARA 1972) gaben Hinweise für eine neuronale Anpassung an die Echoortung. Im Gegensatz zu nichtortenden Flughundarten zeigten die Neurone bei dieser Art ein sehr viel besseres zeitliches Auflösungsvermögen. Reize mit einem 2-ms-Abstand wurden noch getrennt wahrgenommen. Außerdem wurden Reizserien mit 200 Reizen/s noch ohne Verringerung der Antwortamplitude beantwortet.

Danksagung

Ich danke Herrn KLAUS HEBLICH für die Herstellung und Entwicklung der Filmaufnahmen mit der Hochgeschwindigkeitskamera. Herrn Prof. SCHNITZLER danke ich für die Anregung, dieses Thema zu bearbeiten und Herrn Dr. JO OSTWALD für die kritische Hilfestellung bei der Verfassung des Artikels.

Zusammenfassung

Die Echoortungslaute und das Echoortungsverhalten von *Rousettus aegyptiacus* (Megachiroptera) wurden untersucht. Der „fakultative Echoorter" *Rousettus* setzt sein Ortungssystem erst bei Dunkelheit ein. Die Ortungslaute, die mit der Zunge erzeugt werden, treten immer als Doppelgruppen auf.

Der Abstand der zwei Klicks in einer Doppelgruppe beträgt 15–20 ms. Die Lautdauer liegt bei

0,6 ms bis 1,0 ms. Der Frequenzbereich der Laute erstreckt sich von 12–70 kHz mit einem Intensitätsmaximum bei 20–40 kHz.

Rousettus kann die Aussenderate der Doppelgruppen der jeweiligen Orientierungssituation anpassen. Im freien Flug ohne Hindernisse liegt die Aussenderate zwischen 7 Hz und 9 Hz. Im Landeanflug an den Hängeplatz wird die Aussenderate auf 11–16 Hz erhöht.

Synchrone Registrierung von Ton und Bild mit einer Hochgeschwindigkeitskamera zeigen, daß bei *Rousettus* Ortungslautaussendung und Flügelschlag korreliert sind. Entsprechend der Orientierungssituation der Tiere werden eine oder zwei Doppelgruppen pro Flügelschlag ausgesendet. Im freien Flug wird eine Doppelgruppe erzeugt, sie liegt in der Mitte des Flügelabschlages. Im Landeanflug wird die Aussenderate auf zwei Doppelgruppen pro Flügelschlag erhöht, wobei die erste Doppelgruppe im Abschlag und die zweite im Flügelaufschlag liegt.

Literatur

Belknap, D. B.; Suthers, R. A. (1982): Brainstem Auditory Evoked Responses to Tone Bursts in the Echolocating Bat, *Rousettus.* J. Comp. Physiol. **146,** 283–289.

Brown, A. M. (1973): An Investigation of the Cochlear Microphonic Response of Two Species of Echolocating Bats: *Rousettus aegyptiacus,* and *Pipistrellus pipistrellus.* J. Comp. Physiol. **83,** 407–413.

Griffin, D. R.; Novick, A.; Kornfield, M. (1958): The Sensitivity of Echolocation in the Fruit Bat *Rousettus.* Biol. Bull. **115,** 107–113.

Griffin, D. R.; Webster, F. A.; Michael, C. R. (1960): The Echolocation of Flying Insects by Bats. Anim. Behav. **8,** 141–154.

Grinnell, A. D.; Hagiwara, S. (1972): Studies of Auditory Neurophysiology in Nonecholocating Bats, and Adaptations for Echolocation in One Genus, *Rousettus.* Z. vergl. Physiol. **76,** 82–96.

Heblich, K. (1983): Räumliche Rekonstruktion der Flugbahnen von dressierten Hufeisennasen *(Rhinolophus ferrumequinum).* Diplomarbeit, Fakultät für Biologie, Univ. Tübingen.

Henson, O. W. (1970): The Central Nervous System. In: Biology of Bats. Ed. by W. A. Wimsatt. New York, London: Academic Press. Vol. II, 57–152.

Herbert, H. (1981): Ortungs- und Kommunikationslaute beim Nilflughund, *Rousettus aegyptiacus.* Staatsexamensarbeit, Fachbereich Biologie, Univ. Marburg.

Kingdon, J. (1974): East African Mammals: An Atlas of Evolution in Africa. London: Academic Press. Vol. II A, 117–137.

Kulzer, E. (1956): Flughunde erzeugen Orientierungslaute durch Zungenschlag. Naturwissenschaften **43,** 117–118.

— (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus.* Z. Morph. Ökol. der Tiere **47,** 374–402.

— (1960): Physiologische und morphologische Untersuchungen über die Erzeugung der Orientierungslaute von Flughunden der Gattung *Rousettus.* Z. vergl. Physiol. **43,** 231–268.

Moehres, F.-P. (1953): Ultraschallorientierung auch bei Flughunden (Megachiroptera – Pteropodidae). Naturwissenschaften **40,** 536–537.

Moehres, F.-P.; Kulzer, E. (1956): Über die Orientierung der Flughunde (Chiroptera – Pteropodidae). Z. vergl. Physiol. **38,** 1–29.

Neuweiler, G. (1962): Bau und Leistung des Flughundauges, *Pteropus giganteus.* Z. vergl. Physiol. **46,** 13–56.

Novick, A. (1958): Orientation in Paleotropical Bats, II Megachiroptera. J. Exp. Zool. **137,** 443–462.

Pye, J. D. (1967): Synthesizing the Waveforms of Bats' Pulses. In: Animal Sonar Systems. Ed. by R. G. Busnel. Lab. Physiologie Acoustic, Jouy-en-Josas. Vol. I, 43–64.

Roberts, L. H. (1975): Confirmation of the Echolocation Pulse Production Mechanism of *Rousettus.* J. Mammalogy **56,** 218–220.

Saalfeld, E. (1939): Untersuchungen der Fledermausatmung. Z. vergl. Physiol. **26,** 242–252.

Sales, G.; Pye, D. (1974): Ultrasonic Communication by Animals. London: Chapman and Hall. Pp. 29–35.

Schneider, R. (1966): Das Gehirn von *Rousettus aegyptiacus* (Megachiroptera, Chiroptera, Mammalia). Abh. Senckenberg. Naturf. Ges. **513.** Frankfurt/M.: Waldemar Kramer.

Schnitzler, H.-U. (1968): Die Ultraschall-Ortungslaute der Hufeisenfledermäuse (Chiroptera – Rhinolophidae) in verschiedenen Orientierungssituationen. Z. vergl. Physiol. **57,** 376–408.

Schnitzler, H.-U. (1971): Fledermäuse im Windkanal. Z. vergl. Physiol. **73,** 209–221.

Summers, C. A. (1983): Acoustic Orientation in the Megachiropteran Bat *Rousettus.* Ph. D. Thesis, Dept. Biology, Indiana Univ.

Suthers, R. A.; Thomas, S. P.; Suthers, B. J. (1972): Respiration, Wingbeat, and Ultrasonic Pulse Emission in an Echolocating Bat. J. Comp. Biol. **56,** 37–48.

Suthers, R. A.; Summers, C. A. (1980): Behavioral Audiogram and Masked Thresholds of the Megachiropteran Echolocating Bat, *Rousettus.* J. Comp. Physiol. **136,** 227–233.

Wickler, W.; Seibt, U. (1974): Doppelklick – Orientierungslaute bei einem Epauletten-Flughund. Naturwissenschaften **61**, 367.
Wickler, W. (1976): Field Studies on the African Fruit Bat *Epomophorus wahlbergi* (Sundevall), with Special References to Male Calling. Z. Tierpsychol. **40**, 345–376.

Anschrift des Verfassers: Horst Herbert, Institut für Biologie III (Zoophysiologie) der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen

Beziehungen zwischen Umweltfaktoren und Fortpflanzungsperiodik myomorpher Nager eines afrikanischen Tieflandregenwaldes (Ost-Zaïre)

Von F. Dieterlen

Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart

Eingang des Ms. 27. 11. 1984

Abstract

Relations between environmental factors and breeding periodicity of myomorph rodents of an African lowland forest (Eastern Zaire)

Investigated seasonal breeding activity of 1145 adult females of 13 species of myomorph rodents in a Central African lowland forest. Basic studies concerned climate, vegetation and phenology. In most species the annual breeding course is very similar, but intensity and length are different. A clear relation, but not a direct dependence between rainfall and breeding could be shown. Breeding activity was increasing and on a high level during the first six months of the rainy season, but decreasing in the last third. In the drier phase during three months it was relatively low. Studying seasonal availability of food – fruits and seeds of trees – revealed that, inspite of the viciniy to the equator, there are fairly clear flowering and fruiting rhythms, influencing breeding by peaks of fruit production. These relations could be shown in two almost perfectly paralleling curves. Thus it appears that reproduction is directly dependent on this kind of food. This view is supported by a different breeding pattern of three insectivorous rodent species. So conditions are appropriate for certain population dynamics but generally not for abundant breeding and "outbreaks". Although most species can be considered as k-selected, their mean of annual breeding activity is very high, thus a high level of predation and/or mortality from other causes can be concluded.

Einleitung

Der tropische, speziell der äquatornahe Regenwald hat einmalige Eigenschaften, die einen Vergleich von Umweltfaktoren mit Fortpflanzung und Ernährung in der Tierwelt besonders interessant machen: sein Klima ist von ganzjährig ausreichenden Niederschlägen und ausgeglichenen warmen Temperaturen geprägt – einem Klima möglicherweise ganz ohne Jahreszeiten. Da aber selbst äquatornahe Gebiete nicht völlig frei von ständiger oder schwankender Jahreszeitlichkeit sind, ergeben sich viele Fragen. Z. B.: Inwieweit vermögen sich Zeiten nur schwach verminderter Niederschläge auf die Fortpflanzung auszuwirken? Welchen Einfluß kann eine Vegetation ausüben, die größtenteils aus Bäumen besteht und als Ganzes jahreszeitlich nicht umgestaltet wird, die immer denselben Schutz, dieselbe Dichte, die gleichen Lichtverhältnisse bietet? Anders als in laubabwerfenden Wäldern, Savannen und trockeneren Gebieten wird sie ja nicht durch Verdorren, Brände, Abernten, Weidetiere usw. dezimiert.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5003-0152 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 152–166

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Nach meinen Erfahrungen aus anderen Vegetationszonen Zentralafrikas (DIETERLEN 1967a, c) schien es wichtig, alle Fragen des Vorkommens, der Fortpflanzung, Ernährung usw. von Kleinsäugern mit den (periodischen) Veränderungen in ihrer Umwelt zu vergleichen, also mit Klima und Vegetation.

Dabei sollte besonders auf einen eventuellen Zusammenhang zwischen Fortpflanzungsaktivität und möglicherweise bestehenden Blüh- und Fruchtrhythmen der Bäume des tropischen Regenwaldes geachtet werden. Beide Pänomene wurden in langjährigen Untersuchungen bearbeitet (DIETERLEN 1967b, 1978).

Das Untersuchungsgebiet – Lage, Klima, Vegetation

Alle in dieser Arbeit genannten Untersuchungen wurden im 10-km-Bereich der Urwald-Station Irangi durchgeführt. Sie war eine Außenstelle des ehemaligen I. R. S. A. C. (heute IRS) Lwiro/Bukavu, gelegen im östlichen Zaire (Provinz Kivu) im Tieflandsregenwald des Kongobeckens. Meereshöhe: 850 m, Koordinaten: 01°54′ S/28°27′ E. Das landschaftliche Relief hat Mittelgebirgscharakter und die um die Station aufragenden, dicht bewaldeten Bergrücken sind stark strukturiert. Die menschliche Besiedelung ist relativ dünn.

Das Klima kann, bezogen auf Tages- und Jahresablauf als gleichmäßig warm bezeichnet werden. Die Niederschläge sind sehr hoch, aber nicht gleichmäßig über das Jahr verteilt. Hoch ist auch die Anzahl der Regentage und der ständige Gehalt an Luftfeuchtigkeit. Die Tageslänge unterliegt hier, knapp südlich des Äquators, nur geringen Schwankungen. Sie betragen im Jahresverlauf nur etwa zwölf Minuten. Die Klimadaten in Tab. 1 stammen aus DIETERLEN (1978).

Tabelle 1

Temperatur und Luftfeuchtigkeit im Primärwald (Bodenzone) von Irangi

Ermittelt in 46 Beobachtungstagen im Abstand von je einer Woche zwischen Dezember 1971 und November 1972. Beobachtungszeiten 24 Stunden (aus DIETERLEN 1978)

	Mittelwerte und Amplitude () der täglichen Werte			Tagesamplitude		Jahresmittel
	Min.	Max.	Mittel	Min.	Max.	
Temperatur	18,8 °C (16,5–21)	23,2 °C (20–25)	4,4 °C	0,5 °C (19,5–20)	7,5 °C (17,5–25)	ca. 20,5 °C
relative Luftfeuchtigkeit	79,3 % (58–90)	91,5 % (87–97)	12,2 %	2,0 % (92–94)	32,0 % (58–90)	ca. 90 %

Die beiden regenreichsten Gebiete Afrikas liegen im Bereich des Kamerunberges und in der Küstenzone von Liberia und Sierra Leone. Ein drittes, weit im Kontinent liegendes Niederschlagszentrum, mit Jahreswerten zwischen 2000–3000 mm, ist direkt westlich der zentralafrikanischen Schwelle gelegen. Er umschließt auch die Station Irangi, die einen Jahresniederschlag von 2646 mm und 243 Regentage aufweist (Abb. 1).

Aus Abb. 2 sind die Monatswerte des Niederschlags zu ersehen. Sie wurden während sieben bis zwölf Jahren in der Periode 1958–1974 gesammelt. Die bei weitem regenreichsten Monate sind November und Dezember. Mit 232–250 mm Niederschlag sind Januar, Februar, April, September und Oktober einander sehr ähnlich. Der Mai ist als Übergang zur etwas weniger feuchten Periode Juni bis August anzusehen, Monate, die mit 116–156 mm noch so viel Niederschlag erhalten, daß die Bezeichnung Trockenzeit (internationale Norm: weniger als 50 mm monatlich) für keine Zeitspanne gelten kann. Dennoch hebt sich diese trockene Periode mit ihren beträchtlichen ökologischen Konsequenzen aus der übrigen Zeit des Jahres heraus.

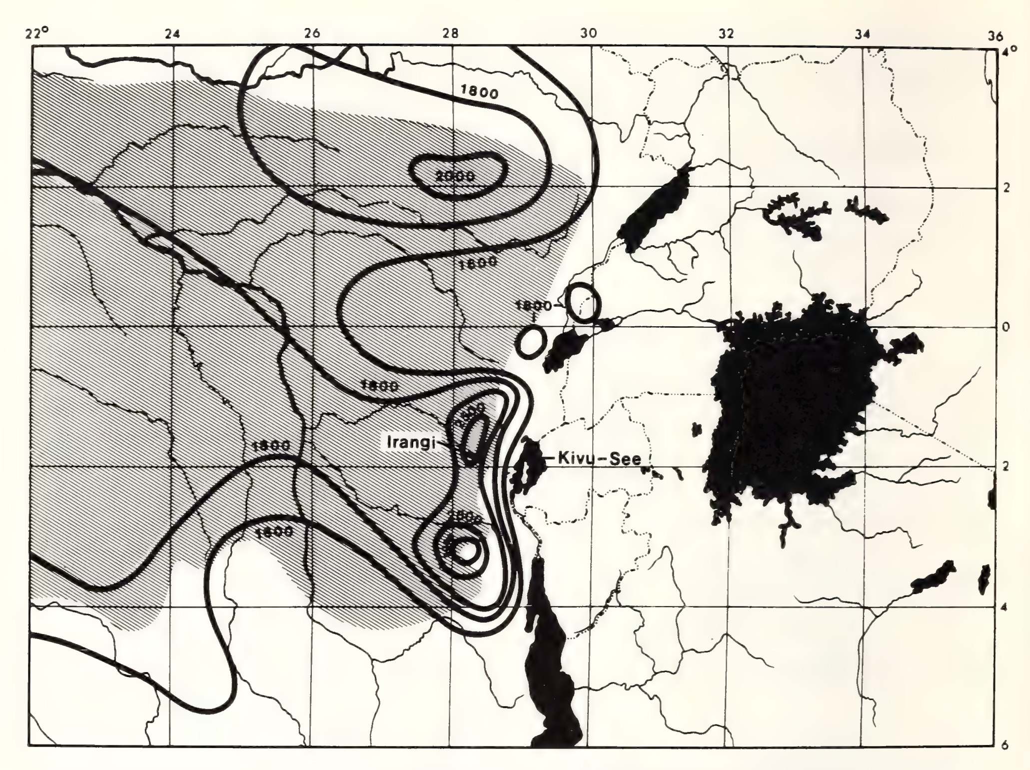


Abb. 1. Das Gebiet von Irangi im östlichen Teil des zentralafrikanischen Regenwaldblocks (schraffiert). Schwarze Linien: Isohyeten mit Niederschlagszentren direkt westlich des zentralafrikanischen Grabens. (Aus: Dieterlen 1978)

Die Pflanzenwelt der Region von Irangi gehört nach Mildbraed (1966) zum „Tropischen immergrünen Regenwald des Tieflandes". Dazu und zur Beschreibung der Fangbiotope mehr bei Dieterlen (1976, 1978 und 1985).

Material und Methoden

Unsere Methoden Kleinsäuger zu sammeln und die Fortpflanzungsaktivität zu bestimmen, habe ich in der vorangegangenen Arbeit (Dieterlen 1985) ausführlich geschildert.

Von 1963–1967 wurde gelegentlich oder regelmäßig von Juni 1971 bis November 1973, also 30 Monate lang, ununterbrochen in Irangi gesammelt. Die Fänge wurden präpariert oder in Alkohol konserviert. 1971–1973 wurde in regelmäßigem Turnus in 24 bzw. 36 Fangbiotopen gesammelt. Etwa 60 % der Fänge stammen aus Primärwald, der Rest aus Sekundärwald und Anbauflächen. In der gesamten Zeit wurden ungefähr 3600 Fänge myomorpher Nager aus 18 Arten gemacht, von denen 13 in dieser Untersuchung berücksichtigt sind. Über unsere Sammelmethoden und Beobachtungen blühender und fruchtender Pflanzen siehe Dieterlen (1978) und weiter unten.

Ergebnisse

In der vorangegangenen Arbeit (Dieterlen 1985) wurden die Fortpflanzungsdaten der myomorphen Nagetierarten in ihrer Gesamtheit dargelegt und besprochen. Die Umwelteinflüsse sollen erst hier mit dem Fortpflanzungsverlauf in Abhängigkeit von der Jahreszeit

verglichen werden. Die Daten stammen aus 3541 Fängen, die sich auf folgende 13 Arten verteilen:

Hybomys lunaris	25 %	*Oenomys hypoxanthus*	2 %
Praomys jacksoni	22 %	*Lemniscomys striatus*	1 %
Hylomyscus alleni	14 %	*Mus minutoides*	1 %
Malacomys longipes	13 %	*Lophuromys luteogaster*	1 %
Lohuromys flavopunctatus	8 %	*Thamnomys rutilans*	0,5 %
Deomys ferrugineus	7 %	*Colomys goslingi*	0,5 %
Stochomys longicaudatus	5 %		

Fortpflanzungsaktivität und Niederschlag

Abb. 2 und Tab. 2 zeigen, daß zwischen beiden Phänomenen ein enger Zusammenhang besteht. In den trockeneren Monaten Juni bis August ist die Fortpflanzung eindeutig eingeschränkt. Nach dieser Periode ist sie mit dem Ansteigen der Niederschläge aktiviert und nimmt zum September hin steil zu. Über Oktober und November wird sie dann trotz weiter steigender Niederschläge (Jahresmaximum im November) ganz schwach rückläufig,

Tabelle 2

Prozentualer Anteil fortpflanzungsaktiver Weibchen aller untersuchten Arten der gesamten Beobachtungszeit 1963–1973

Erste Spalte: Gesamte Anzahlen des gleichen Beobachtungsmonats und Summe der in diesem Monat untersuchten Tiere

Monat	Zahl der Monate	Zahl der ♀♀	Fortpflanzungsaktivität in % Gesamtmittel	Fortpflanzungsaktivität in % Extremwerte
Januar	3	48	76	60–100
Februar	2	39	90	88– 93
März	2	34	80	61–100
April	4	112	70	39–100
Mai	2	26	62	44– 80
Juni	5	197	41	25– 64
Juli	4	127	49	24– 87
August	4	130	41	15– 62
September	4	123	67	55– 83
Oktober	4	152	67	55– 89
November	4	132	64	29– 82
Dezember	2	30	86	79– 93

steigt dann wieder steil an und erreicht im Dezember einen Gipfel mit 86 %. Zum Januar erfolgt ein 10 % betragender Rückgang und zum Februar ein erneuter Anstieg auf das Fortpflanzungsmaximum von 90 %.

Obgleich die insgesamt 9monatige intensive Regenzeit bis Mai anhält (Monatswerte von 200–250 mm zwischen Januar und Mai) und erst zum Juni dann ein klares Nachlassen zum Jahresminimum eintritt, setzt schon im Februar ein unaufhaltsamer Abfall der Fortpflanzungsaktivität ein. Er erreicht ebenfalls im Juni (mit immerhin noch 41 %) seinen ersten Tiefpunkt.

Ob dieses Nachlassen populationsdynamisch zu deuten ist, d. h. ob hier z. B. die älteren Weibchen, die bisher die Fortpflanzung auf hohen Werten hielten, eine Pause einlegen, ist sehr fraglich (vgl. Dieterlen 1967a); allenfalls könnte der November-Knick so gedeutet werden. Spätestens ab Februar müßten sich aber die ab September geborenen Weibchen, jetzt adult, in der Vermehrung steigend bemerkbar machen. Es tritt aber, im Gegenteil, ein unaufhaltsames Nachlassen ein.

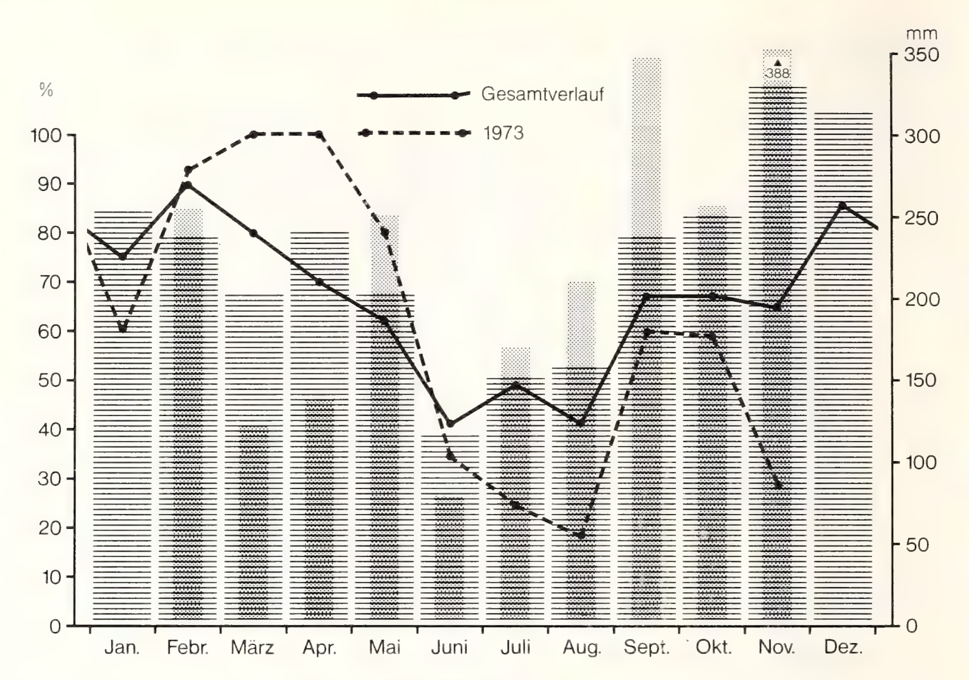


Abb. 2. Vergleich des langjährigen Fortpflanzungsverlaufs von Monat zu Monat (Gesamtverlaufkurve) und der Niederschläge (dicke Säulen) mit den Werten von 1973 (gestrichelte Kurve; schmale Säulen). Ordinate links: Fortpflanzungsaktivität in %, rechts: monatliche Niederschläge in mm

Wie die Niederschlagsverteilung von Jahr zu Jahr einen unterschiedlichen Verlauf nimmt, das Grundschema aber stets einhält, so gibt es auch in der Fortpflanzungsaktivität entsprechende Unterschiede. Als etwas extremes Beispiel sei das Jahr 1973 (ohne Dezember) angeführt (Abb. 2).

Bei durchweg hohen Niederschlägen (für die im Januar keine genauen Werte vorlagen), beginnt das Jahr mit dem typischen Januarknick der Fortpflanzung und dem ebenso typisch steilen Anstieg zum Februar. Im ungewöhnlichen, weil regenarmen März und April steigt dann die Fortpflanzungskurve auf 100 % an und hält sich zwei Monate auf dem hohen Wert (n = 26). Dann läßt die Fortpflanzungsaktivität, mit zweimonatiger Verspätung, sehr stark nach und ist im Juni auf nur 35 %. Auch das Jahresminimum des Niederschlags liegt in diesem Monat. Während die Niederschläge zum September übernormal, aber gleichmäßig, anwachsen, fällt die Fortpflanzung weiter ab und erreicht im August mit 15 % ein sehr tiefes Jahresminimum. Dann steigt sie normgemäß zum September steil an und hält sich im Oktober auf gleichem Niveau. Während es im November durchschnittlich ein leichtes Abfallen gibt, ist das Nachlassen im November 1973 auf 29 % ganz ungewöhnlich. Der November-Niederschlag lag mit 388 mm weit über dem Mittel.

Dieser Jahresverlauf bringt (unter Vorbehalt) folgende Erkenntnisse: Trotz zunehmender Niederschläge nach dem trockensten Monat (Juni) hielt das Nachlassen der Fortpflanzung bis August an. Ein direkter Zusammenhang ist also nicht nachzuweisen. Sehr hohe Niederschläge, wie im November, vermögen die ansteigende Fortpflanzungstendenz nicht über das Normalmaß hinauszutreiben. Der im Mittel schwache Novemberknick ist offenbar niederschlagsunabhängig: weder zum normal hohen Oktoberwert noch zum übermäßigen November-Niederschlag ist eine Beziehung erkennbar. In der gleichen Zeit des Jahres 1972 blieb der Novemberknick bei gleichbleibend hohen Niederschlägen aus,

und die Fortpflanzungskurve stieg steil an: von der typischen Verflachung im September–Oktober (1971–1973) auf den Höhepunkt im Dezember. Auch aus den Werten des Frühjahrs 1973 ist eine direkte Beziehung nicht zu erkennen. Im März/April stieg die Fortpflanzung trotz sehr frühen anomalen Nachlassens der Niederschläge überstark an und erreichte den normalerweise für Februar typischen Jahreshöhepunkt erst in dieser Zeit.

Während die indirekte schematische Beziehung zwischen Fortpflanzung und Niederschlag ein ganz klares Grundmuster erkennen läßt (Abb. 2), ist eine direkte Beziehung zwischen beiden Faktoren nicht vorhanden.

Aus der Fortpflanzungskurve konnten wir ersehen, daß die relativ trockene Zeit von Juni bis August einen beträchtlichen Einfluß auf die Fortpflanzung zu haben scheint, denn das Jahresminimum liegt in diesen Monaten. Warum aber wird dieses Tief bei noch hohen Niederschlägen schon ab Februar angesteuert? Ist dieses Tief nicht eine Folge aus Ereignissen, die ab Februar wirksam werden? Es liegt nahe, die Ereignisse in der Vegetation zu suchen, speziell in (Qualität und Quantität) der Nahrung.

Nahrungsangebot und Fortpflanzung

Einleitung

Das pflanzliche Nahrungsangebot im tropischen Regenwald ist für Säugetiere und Vögel zwar sehr reichhaltig, im Jahresablauf jedoch keineswegs gleichmäßig verfügbar. Das kommt daher, daß es hauptsächlich aus Früchten der Bäume und Sträucher besteht – von denen zumindest viele Säugetierarten stark abhängig sind –, diese aber nicht gleichmäßig produziert werden. Zwar sind viele frugivore Arten auch herbi- oder folivor, und auch Insekten und andere Invertebraten und z. T. auch Wirbeltiere spielen in ihrer Nahrung eine Rolle, die Hauptnahrung aber stellen doch alle Arten von Früchten und deren Samen dar.

Im Rahmen meiner Arbeit stellte sich daher die Frage, inwieweit die Früchte der Bäume den kleinen Nagern als Nahrung dienen und wie sehr diese die Fortpflanzungsaktivität beeinflußt und eventuell steuert.

Daß Früchte, Knollen, Blätter von Pflanzen als Nahrung, oft als Hauptnahrung, in Frage kommen, konnte ich an unzähligen angenagten Stücken am Waldboden feststellen, ferner bei Käfigbeobachtungen und vor allem bei Untersuchungen des Mageninhaltes. Diese Ergebnisse sind erst teilweise ausgewertet und sollen später publiziert werden. Jedenfalls zeigt sich, daß von vielen Baumfrüchten sowohl fleischiger Teil als auch Kerne aller Größen als Nahrung dienten. Welche Arten welche Früchte bevorzugen konnte nur teilweise ermittelt werden. Eine ausführliche Untersuchung zu diesen Fragen, mit einer Fülle von Ergebnissen, die zu einem guten Teil auch auf die Irangi-Populationen zutreffen, hat in der Zentralafrikanischen Republik Huguette Genest-Villard † (1980) durchgeführt.

Nachdem eine eindeutige Fortpflanzungsperiodik der kleinen Nager festgestellt war, ergab sich die Frage, ob auch bei den Bäumen und anderen Regenwaldpflanzen eine Blüh- und Fruchtperiodik existiert, und wenn ja, ob sie in Beziehung zur Periodik der Nager zu bringen ist.

Die Ergebnisse der Untersuchungen zur Phänologie der Urwaldpflanzen wurden schon publiziert (Dieterlen 1978). Einige Dinge, z. B. zur Sammelmethode, müssen daraus kurz zusammengefaßt zitiert werden.

Ab 1966/67 sammelte ich in Irangi botanische Beobachtungen. Bei den oftmaligen Aufenthalten fielen dann die zwar schwachen, aber doch erkennbaren Veränderungen in der Pflanzenwelt zunehmend auf, besonders bei häufigen Arten oder prominenten Baumgestalten an Straße oder Fluß. Durch Mitarbeit des Technikers der botanischen Abteilung des IRSAC, Cit. Ndumbo Kilundu ab Juni 1971 konnte dann die Aufstellung einer

Pflanzenliste und die Beobachtung der Phänologie durch diesen feldbotanisch hervorragenden Kenner durchgeführt werden. 30 Monate hindurch sammelte NDUMBO KILUNDU Pflanzen an 36 Stellen in den Kleinsäuger-Fangbiotopen, von denen 22 im Primärwald und 14 in Sekundärbeständen lagen.

Es standen schließlich über 900 Phänologiedaten mit Sammelbelegen zur Verfügung. Dabei wurden in einfacher Form Angaben zur Menge der Blüten oder Früchte gemacht, d. h., ob bei der betreffenden Art wenig oder viel Blüten bzw. Früchte im betreffenden Biotop festgestellt wurden. Diese Notizen wurden dann in der Regel an mehr als einem Individuum der kontrollierten Baum- oder Strauchart durchgeführt.

Die Früchteperiodik der Baum- und Strauchflora und die Fortpflanzungsperiodik der myomorphen Nager

Es konnte gezeigt werden (DIETERLEN 1978), daß die Anzahl der blühenden und fruchtenden Arten nicht gleichmäßig über den Jahresverlauf verteilt ist, sondern, daß mehr als die Hälfte von 59 Arten, nämlich 32, in der niederschlagsarmen Zeit oder im Anfang der Regenzeit (Juni bis Oktober) blüht und einige Zeit später, zwischen Oktober und April, d. h. in der Regenperiode, fruchtet. Im Gegensatz dazu konnten wir nur 7 Gattungen bzw. Arten feststellen, die als periodisch anzusehen sind und deren Fruchtzeit im anderen Halbjahr liegt, d. h. zwischen Mai und Oktober, der Zeit, in der auch die niederschlagsarme Phase liegt.

Diese grobe, auf Halbjahre festgelegte Gegenüberstellung mit 32 gegen 7 Gattungen bzw. Arten, zeigt die Jahreszeitlichkeit der phänologischen Erscheinungen sehr klar. Die restlichen 20 Gattungen/Arten sind entweder aperiodisch, schwachperiodisch oder schwer zu beurteilen.

Es existiert also eine ausgeprägte Periodizität, d. h. die meisten Baum- und Straucharten blühen und fruchten periodisch. Wenn wir die Blühzeiten – die weniger gesichert sind – außer acht lassen und allein das Fruchten, d. h. den Anteil fruchtender Arten, von Monat zu Monat betrachten (Abb. 3), so stellen wir die in Abb. 4 (unten) dargestellte Entwicklung fest.

Am Ende der neun Monate dauernden regenreichen Periode sinkt die Zahl fruchtender Baum- und Straucharten im Mai auf den Jahrestiefpunkt ab. Ein Anteil von nur 8 % kann fast mit einer Ruhezeit gleichgesetzt werden. Auf die Blütezeit bezogen würde das bedeuten, daß die blühenden Arten oder Individuen mit Andauern der Regenzeit etwa ab Dezember/Januar immer weniger werden oder daß sich aus den Blüten keine Früchte mehr entwickeln.

Bis Juli, zwei Monate später, hat sich die Zahl der fruchtenden Arten vervierfacht, und so ist in diesem Monat ein Hochpunkt festzustellen. Bezogen auf die Niederschläge resultiert dieses Hoch jedoch noch aus dem Ende der Regenperiode. Zum September fällt der Anteil wieder auf 19 %, um sich dann zum Oktober sprunghaft zu erhöhen. Das Oktoberhoch wäre zu einem hohen Anteil aus Arten zu erklären, die bevorzugt in der regenarmen Zeit blühen.

Einem Abfallen im November folgt ein Anstieg auf ein relativ hohes 31 %-Niveau für Dezember und Januar und eine Fortsetzung zum Jahresmaximum von 46 % im Februar. Dieses resultiert zu einem großen Teil aus Arten, die noch im Anfang der Regenperiode – etwa September bis November – geblüht haben. Für die Mehrzahl der Arten scheint diese Zeit die günstigste, d. h. erfolgträchtigste zu sein. Auch der März mit 35 % muß noch in diese Zeit miteinbezogen werden. Mit dem Abfallen im April bis zum Tiefstpunkt im Mai schließt sich der Kreis.

Abb. 4 zeigt die schon bekannte Jahreskurve der Fortpflanzungsaktivität der myomorphen Nager im Vergleich mit der Kurve, die den prozentualen Anteil der fruchtenden Baumarten pro Monat wiedergibt.

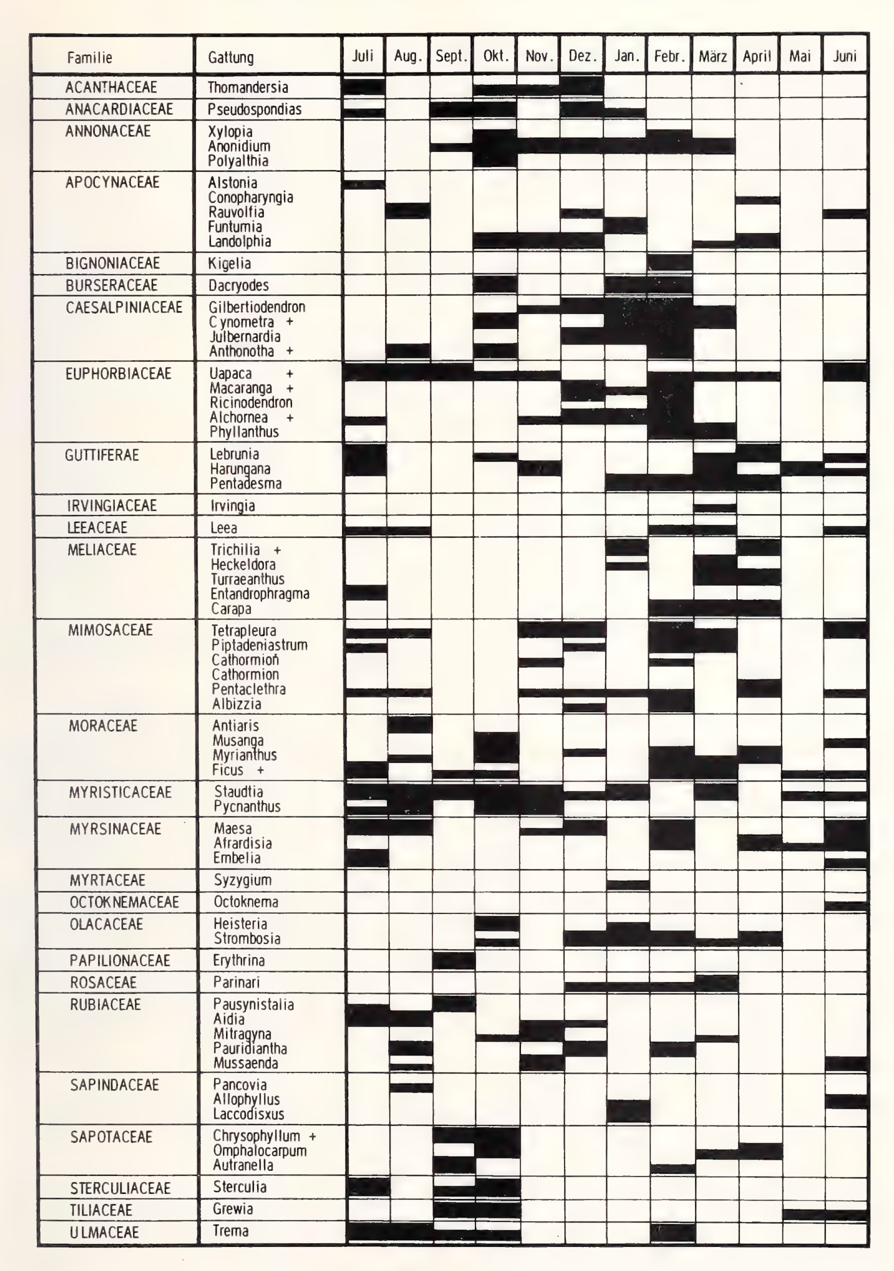


Abb. 3. Fruchtzeiten von 65 Gattungen (Arten) von Bäumen und Sträuchern des Gebietes von Irangi. Die Angaben stammen aus mehreren Jahren. Ganz ausgefüllte Monatsabschnitte bedeuten, daß von der betr. Art in diesem Zeitraum allgemein „viel Früchte" oder mehrfach „wenig Früchte" gefunden wurden. Halb ausgefüllte Abschnitte bedeuten einen Fund von „wenig Früchten", leere Abschnitte keine Funde. Ein + hinter dem Gattungsnamen besagt, daß Früchte bei zwei oder mehr Arten dieser Gattung registriert wurden (Aus: DIETERLEN 1978)

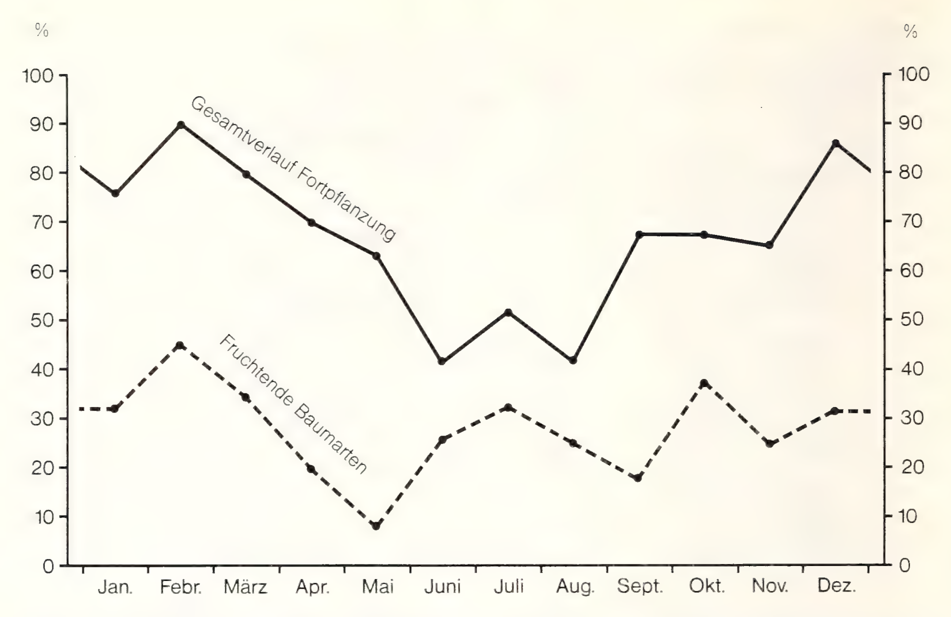


Abb. 4. Vergleich des langjährigen Fortpflanzungsverlaufs von Monat zu Monat (obere Kurve) mit dem monatlichen Anteil fruchtender Baum- und Straucharten, vorwiegend aus der Periode von Mitte 1971 bis Ende 1973 (untere Kurve)

Daß die jährliche Fortpflanzungsaktivität in (direkter) Abhängigkeit zum Baumfrüchteangebot steht, konnte nach den Freilanderfahrungen vermutet werden. Trotzdem war es höchst überraschend, als die beiden Kurven eine fast „ideale" Übereinstimmung erkennen ließen. Dieses Korrespondieren drängt eine direkte Interpretation der Fortpflanzungskurve aus der Baumfrüchtekurve geradezu auf.

Besonders folgenreich wirkt sich die Nahrungsverknappung aus, die sich im Anschluß an das Februarhoch allmählich einstellt und dann im Mai am stärksten ist. In diesen drei Monaten geht die Zahl der fruchtenden Arten um das Sechsfache und die verfügbaren Fruchtmengen (nach einer hier nicht erläuterten Schätzung) um das Neunfache zurück, und gleichzeitig sinkt die Fortpflanzungsaktivität der Nager, deren Tiefpunkt dann in der trockeneren Zeit zwischen Juni und August erreicht ist. Weitere Vergleiche und Folgerungen in der Diskussion.

Fortpflanzungsunterschiede zwischen den Populationen des geschlossenen Waldes und der Felder

Wie schon erwähnt, stammt der größte Teil der in dieser Arbeit verwerteten Fänge adulter Weibchen aus primären und sekundären Regenwaldbiotopen und ein kleinerer Teil aus offeneren Gebieten, d. h. von Feldern, deren Randzonen, von brachliegenden Feldern oder aus Ölpalmenplantagen. Es waren 255 adulte Weibchen, d. h. 22,3 % des Gesamtfanges. Daß sie in das Gesamtergebnis, d. h. unter den Begriff „Regenwald", einbezogen wurden, ist berechtigt, da 70 % von Arten stammen, die auch im Regenwald vorkommen. Nur der Rest sind typische aus der Savanne stammende Feldbewohner (*Lemniscomys striatus, Mus minutoides*).

Angeregt durch Beobachtungen von RAHM (1970), nach denen jahreszeitliche Unterschiede in der Fortpflanzungsaktivität der Biotope „Wald" und „Feld" im Gebiet von Irangi bestehen, durchprüfte ich meine Daten. Um zu verläßlichen Aussagen zu gelangen,

Tabelle 3

Prozentsatz der fortpflanzungsaktiven Weibchen (f. akt.) aus sämtlichen Feldbiotopen im Vergleich mit den gleichzeitig in Waldbiotopen gefangenen Tieren sowie Ergebnisse aus allen Waldbiotopen (nach Abzug der Feldbiotop-Fänge) des Gesamtzeitraumes

Monat	im gleichen Zeitraum aus n Jahren	Feldbiotop f. akt.	n	Waldbiotop f. akt.	n	aus n Jahren	Waldbiotope f. akt.	n
Januar	–	–	–	–	–	3	76 %	48
Februar	1	84 %	18	100 %	7	2	96 %	21
März	–	–	–	–	–	2	80 %	34
April	2	56 %	8	58 %	80	4	70 %	104
Mai	1	40 %	5	45 %	11	2	62 %	21
Juni	3	34 %	64	50 %	88	5	45 %	133
Juli	2	67 %	16	17 %	22	4	36 %	111
August	3	76 %	49	30 %	77	4	26 %	81
September	2	86 %	34	54 %	53	4	60 %	89
Oktober	1	86 %	14	38 %	26	4	62 %	138
November	2	75 %	36	87 %	39	4	68 %	96
Dezember	1	82 %	11	67 %	3	2	80 %	19
Mittel/n		68,6 %	255	54,6 %	406		63,4 %	890

sollten nur Befunde aus Monaten (desselben Jahres) verglichen werden, in denen in beiden Biotopen gefangen wurde. Das Ergebnis ist aus Tab. 3 zu ersehen.

Allerdings zeigte sich, daß zwei Monate mangels Vergleichsfängen überhaupt nicht in Frage kamen, und die Fangzahlen beider Biotope in mehreren Monaten für einen guten Vergleich zu gering waren. So wird versucht, die Ergebnisse des begrenzten Zeitraums der Fänge in den Feldbiotopen mit denen der Waldbiotope des gesamten Zeitraums zu vergleichen, obschon auch dieser Vergleich nicht exakt ist.

Zwei klare Befunde ergeben sich aus dem Vergleich: Erstens beträchtliche Unterschiede in der Fortpflanzungsaktivität und zweitens trotzdem ein erstaunliches Parallellaufen mit Ausnahme der Periode von Juni bis August. Von Februar bis Juni ist die Fortpflanzungsaktivität in den Waldbiotopen durchweg (11–22 %) höher als in den Feldern. In der relativ trockenen Phase ab Juni vollzieht sich ein Umschwung: bei weiter fallender Tendenz bei den Waldpopulationen zum Tiefpunkt im August steigt die Fortpflanzung im Feld steil an und differiert vom Wald im August um 50 %. Dann, mit starkem Ansteigen der Fortpflanzungsaktivität ab September, wird der Verlauf in etwa parallel, wenngleich die Fortpflanzung in den Feldbiotopen noch bis November/Dezember eindeutig höher liegt.

Es ist zunächst schwer, die Unterschiede zu interpretieren, besonders die der wichtigen Phase von Juni bis August. Die Feld- wie die Waldpopulationen haben den Jahrestiefpunkt in dieser Phase, doch steigt die Fortpflanzung im Feld schon ab Juni steil an, während dies im Wald erst ab August, aber dann ebenso steil, der Fall ist. Dadurch dauert das Populationstief bei den waldlebenden Arten genau zwei Monate länger. Ich vermute, daß letztlich exogene bzw. anthropogene Faktoren für die Unterschiede und für das rasche Wiederansteigen der Fortpflanzung bei den Feldpopulationen verantwortlich sind. Denn ähnlich wie in Savannengebieten, z. B. im Anbaugebiet am Kivusee, herrscht dort an Feldrändern Vegetation mit kurzfristiger Produktion, wie Gräser und Kräuter, vor, und ferner stehen in den Feldern z. T. hochwertige Nahrungspflanzen. Unter den gedrosselten, aber immer noch ausreichenden, Niederschlägen gedeiht diese Vegetation sehr gut. Da in diesen Biotopen Arten mit entsprechenden ökologischen Ansprüchen dominieren – wie *Lophuromys flavopunctatus, Oenomys hypoxanthus, Lemniscomys striatus, Mus minutoides* – stehen auch die Fortpflanzungsbedingungen nicht schlecht.

Diskussion

Nachdem sich bei vielerlei Untersuchungen zur Fortpflanzungsperiodik von Wirbeltieren in den Tropen erwiesen hat, daß den Faktoren Temperatur, Licht und Tagesdauer zumindest in Äquatornähe nur unbedeutende Funktion zukommt, konzentrierte sich das Interesse auf die Faktoren Niederschlagsverteilung und Nahrungsangebot. Wie bedeutend deren Einfluß ist, zeigten Arbeiten über Kleinsäuger afrikanischer Savannengebiete (z. B. Dieterlen 1967a; Delany und Neal 1969; Delany 1972; Taylor und Green 1976).

Danach ist die Fortpflanzung in trockenen Zeiten bei fast allen Arten eingeschränkt und in Regenzeiten aktiviert. Die Niederschläge oder ihr Ausbleiben wirken sich über die Pflanzendecke, die den Tieren als Nahrung und Schutz dient, auf die Fortpflanzung aus, und so haben wir eine direkte Ursachenkette: Niederschläge – Zustand der Vegetation – Fortpflanzung. Anders als die offenen Gebiete der Tropen, bestehen die Regenwälder größtenteils aus immergrünen Bäumen, einer Vegetation also, die als Ganzes keinen jahreszeitlichen Umgestaltungen unterworfen ist und die eine eigene weitgehend typische Tierwelt, also auch Kleinsäugerfauna, beherbergt.

Der Einfluß der Niederschläge und ihrer jahreszeitlichen Verteilung auf die Fortpflanzung konnte auch für den Regenwald klar nachgewiesen werden. Doch zeigte sich – ähnlich wie in der Feuchtsavanne des Kivugebietes (Dieterlen 1967a) – daß nach etwa fünfmonatiger Dauer der Regenzeit ein stetiger Abfall der Fortpflanzungsaktivität einsetzt, die dann nach weiterem Andauern der Regenperiode mit Beginn der regenarmen Phase ein Tief erreicht, das erst mit Wiederansteigen der Niederschläge, einer höheren Fortpflanzungsaktivität weicht.

Auch Dubost (1968) stellte bei den Kleinnagern im Regenwald von Makokou/Gabun bei der ganzjährig anhaltenden Fortpflanzungsaktivität drei Maxima und drei Minima fest, die er mit korrespondierenden höheren und niederen Niederschlägen in Beziehung setzte, ohne auf die Ernährungssituation einzugehen. Happold (1974, 1977, 1978) stellte bei drei Muridenarten im Regenwald von Nigeria ein zweigipfliges Muster jährlicher Fortpflanzungsaktivität fest, das Beziehung zum ebenfalls zweigipfligen Niederschlagsmuster hat, mit diesem aber nicht synchron geht. Dies bedeutet, daß die Fortpflanzungsaktivität schon in der späten Trockenzeit einsetzt, ihren Gipfel aber in der Regenzeit erreicht. Auslösender Faktor könnte dafür die stärkere Früchteproduktion (Happold 1977) sein, d. h. eine günstige Ernährungssituation schon in der Trockenzeit. Daß zwischen Niederschlag und Fortpflanzungsaktivität eine direkte Beziehung nicht besteht, zeigten in Irangi unter anderem Jahresabläufe mit anomaler Niederschlagsverteilung.

Direkte Zusammenhänge ließen sich jedoch zwischen Fortpflanzungsaktivität und jahreszeitlichem Nahrungsangebot herstellen, und dieses betrifft bei den meisten und dabei den besonders häufigen Arten *Hybomys lunaris* und *Praomys jacksoni*, in erster Linie Früchte und Samen der Bäume. Daher ist es möglich, die Kurven der Baumfruchtproduktion und des Fortpflanzungsverlaufs direkt zu vergleichen.

Diese Befunde werden durch den abweichenden Fortpflanzungsverlauf von drei insektivoren Arten (*Deomys ferrugineus* und zwei *Lophuromys*arten) noch gestützt. Ihre Periodik scheint nicht der Blüh- und Fruchtperiodik der Bäume zu folgen, sondern von anderen, eventuell mit ihrer Insektennahrung zusammenhängenden Faktoren abhängig zu sein.

In der erstaunlichen Konkordanz der Kurven in Abb. 4 zeigen sich bei genauer Betrachtung auch gewisse Probleme. Wenn man erwartet, daß die Fortpflanzungskurve auf Knicks in der Baumfrüchtekurve reagiert, unterstellt man eine sensible Abhängigkeit der Reproduktion vom Nahrungsangebot der Bäume und damit ein rasches Reagieren auf exogene Faktoren. Beim Vergleich der Kurven könnte dies für die großen Abschnitte Februar bis Mai, Juni bis Juli und September bis Januar zutreffen, nicht aber für Juli und August/September. Die meisten Reaktionen zeigen aber die Abhängigkeit der Fortpflanzung von der Baumfrüchteproduktion recht deutlich.

Bei getrennter Betrachtung von rein waldlebenden Nagerpopulationen zu solchen der angrenzenden Felder ergab sich bei letzteren eine höhere jährliche Fortpflanzungsaktivität, wohl aufgrund des günstigen Nahrungsangebotes in Zeiten, die für die Waldbiotope kritisch sind.

Wie in den offeneren Gebieten der Tropen gibt es also auch für im Bereich des Bioms Tieflandsregenwald lebende Arten eine Ursachenkette: Niederschläge – Zustand der Vegetation – Fortpflanzung; jedoch mit einem wichtigen Unterschied. Während Klima und Vegetation der offenen Gebiete großen jahreszeitlichen Unterschieden unterworfen sind und die pflanzliche Produktion (mit Ausnahme vielleicht der Baum- und Strauchflora, über deren Bedeutung wenig bekannt ist) überwiegend direkt und kurzfristig niederschlagsabhängig ist, liegen die Verhältnisse im Regenwald anders. Die Jahreszeiten sind dort bei weitem nicht so ausgeprägt, und die Produktion der vorwiegend aus Bäumen bestehenden Vegetation ist nur indirekt und langfristig von den Regenzeiten abhängig. Denn wir haben gesehen, daß mehr als die Hälfte der Bäume in der trockenen Phase (Juni bis August) oder im Anfang der Regenzeit blüht und dann einige Monate später innerhalb der intensiveren Regenperiode von Oktober bis April fruchtet. Der große Abstand zwischen Blüh- und Fruchtzeit bei Bäumen schafft andere Verhältnisse.

So beruht das Baumfrüchtemaximum im Februar und in dessen Gefolge das Fortpflanzungsmaximum zu einem guten Teil auf Auswirkungen der vorjährigen Trockenphase, durch deren gesteigerte Blüte sich ein allmählicher Fruchtmengenanstieg aufbauen konnte. Es sind also längerfristige sich addierende Wirkungen. Der drastische Rückgang an Baumfrüchten von März bis Mai führt dann zum Minimum im Mai, dem im Juni das Fortpflanzungsminimum der Nager folgt. Dieses liegt nur zufällig in der trockenen Phase, denn wenn die Niederschläge in diesem Gebiet ab April/Mai nur wenig oder gar nicht geringer würden, würde sich trotzdem ein Fortpflanzungstief einstellen, weil die Fruchtmengen ebenfalls weiter abnehmen und sich die Ernährungsbedingungen für Jungtiere allgemein verschlechtern würden. So kann man annehmen, daß auch nur ein ausgeprägter, relativ trockener, Monat – z. B. August – einen deutlichen ökologischen Einschnitt machen und eine ähnliche Früchteperiodik bedingen würde.

Der große Jahreszeitenrhythmus wird von (anomalen) Niederschlagsmengen wenig beeinflußt. Dies zeigt das Beispiel von 1973, als die Regenverteilung die Fortpflanzung nicht direkt beeinflussen konnte, da diese früchteabhängig ist. Ein Ausbleiben oder Verschieben der Trockenphase hätte aber sicher großen Einfluß auf das Fruchten der Bäume und damit später auf die Fortpflanzung. Eine verstärkte Wirkung der in der Regenzeit blühenden Baumarten bzw. der phänologisch ungebundenen Arten würde sich bemerkbar machen, die Fortpflanzungsperiodik in der Fauna würde sich verflachen oder nicht mehr nachzuweisen sein.

Ein weitgehendes oder völliges Verschwinden einer Blüh- und Fruchtperiodik ist theoretisch auch in äquatornahen Gebieten zu erwarten, besonders bei Existenz eines ausgeglichenen Niederschlagsmusters, das eine Jahreszeitlichkeit verhindert. Auf der malayischen Halbinsel sind solche Verhältnisse weitgehend verwirklicht, wie HARRISON (1955) bei seinen Untersuchungen über Klimaeinflüsse und Fortpflanzung der regenwaldlebenden Nagetierarten zeigen konnte. Indessen hat MEDWAY (1972), der über die Phänologie der Waldbäume dieses Gebietes arbeitete, aus den Befunden HARRISON's bewiesen, daß zwei Rattenarten eine jahreszeitliche Abhängigkeit der Fortpflanzung besitzen: "These rats are probably dependent for food to a great extent on fallen fruit, and it is notable that the peak in their reproductive cycle coincided with the seasonal peak of fruiting."

Daß es im Bereich des Äquators Zonen absoluter klimatischer Ausgeglichenheit und in Verbindung damit fehlende oder nur minimale Periodik in Flora und Fauna geben kann, ist zumindest theoretisch möglich. Ganz sicher gibt es im äquatorialen Regenwaldbereich aber auch sog. Umschlagszonen, in denen sich ein nord- bzw. südäquatoriales Klima- und

Niederschlagsmuster mit allen Konsequenzen für Flora und Fauna ausbildet. Meine klimatologischen, phänologischen und fortpflanzungsbiologischen Befunde zeigen für Irangi ein klar südäquatoriales Muster, obgleich der Untersuchungsort nur knapp 2° südlich des Äquators liegt. Daß knapp 4° nördlich des Äquators in der Zentralafrikanischen Republik ein zu Irangi spiegelbildliches Phänologiemuster herrscht (Früchtemaximum im August), scheint aus den Untersuchungen von GENEST-VILLARD (1980) hervorzugehen. Auch geht damit wahrscheinlich ein entsprechendes Fortpflanzungsmuster der kleinen Nager dieses Gebietes einher.

Zurückkommend auf die Verhältnisse in Irangi kann man vereinfachend resümieren: Das Niederschlagstief bedingt das Blütenhoch der Bäume, diesem folgt dann das Früchte-Hoch, dem wiederum das Fortpflanzungshoch der meisten Nager folgt.

Dieses jährliche Hoch um den Februar ist der ausschlaggebende Faktor für die Entstehung einer Populationsperiodik. Die maximale Amplitude im Jahresverlauf beträgt dabei 49 % (41–90 %) für die Gesamtkurve und 70 % für die Fortpflanzungskurve der nur waldlebenden Arten (26–96 %). Die Tiefstpunkte von 41 % und 26 % und das Jahresmittel von 66 % zeigen aber klar, daß die Fortpflanzungsaktivität im Regenwald allgemein sehr hoch ist und nie völlig zum Stillstand kommt. Die Hoch-Zeiten dauern aber nie sehr lange, um Ursache einer Übervermehrung werden zu können.

Es gibt keine Übervermehrungen, weil das jahreszeitlich relativ ausgeglichene Klima keine extreme jahreszeitliche Produktion erlaubt. Außerdem gibt es auch keine besonderen klimatischen Gegensätze zwischen den einzelnen Jahren oder gar Serien von Jahren, aus denen eine ausgeprägte Abundanz-(Zusammenbruchs-)Periodik resultieren könnte.

In Anbetracht des relativ stabilen jahreszeitlichen Nahrungsangebots, der relativ geringen Wurfgröße, der relativ späten Geschlechtsreife bei den meisten Arten und der vergleichsweise stabilen Populationsdichte trifft auf die Mehrzahl der myomorphen Nager des Gebietes das Kriterium für "k-selected species" zu. Die auf den ganzen Jahresverlauf bezogene Fortpflanzungsaktivität ist bei den meisten Arten allerdings sehr hoch. Daher ist anzunehmen, daß sie einer hohen und wohl gleichmäßigen Einwirkung von Freßfeinden ausgesetzt sind und/oder einer auf anderen Ursachen beruhenden Sterblichkeit.

Daß die Beutemacher bei den Nagerpopulationen der Feuchtsavanne des Kivuwestufers eine große Rolle spielen, wurde schon früher gezeigt (DIETERLEN 1967a). Im Regenwald von Irangi scheint es ähnlich zu sein.

Von Raubtieren, die als Freßfeinde in Frage kommen, sind zu nennen: *Herpestes paludinosus, H. ichneumon, Crossarchus obscurus, Genetta victoriae, G. servalina, G. tigrina, Profelis aurata.* Von den Spitzmäusen die große und häufige *Crocidura occidentalis* und andere Arten der Gattungen *Crocidura, Sylvisorex* und *Scutisorex.* In erster Linie dürften Jungtiere den Spitzmäusen zum Opfer fallen. Eigene direkte Beobachtungen kann ich nicht bringen, doch mögen die Verluste, d. h. die angefressenen Tiere der in den Schlagfallen gefangenen Nager, zeigen, wie stark die Freßfeinde vertreten sind. In drei Fangperioden (Juli 1965, Juni 1966 und April 1967) konnte ich die Verluste mit 22 %, 21,5 % und 25,5 % beziffern (bei ein- oder zweimaliger Kontrolle pro Tag). Von diesen Fängen waren rund 30–40 % von Raubwild beschädigt und etwa 60 % von Ameisen (vor allem *Dorylus*). Dies bedeutet eine rund 10 %ige Einwirkung von Raubwild auf 100 Fallenfänge.

Die Einwirkung durch tag- bzw. nachtaktive Greifvögel bzw. Eulen ist im Regenwald wohl relativ gering. Von den Reptilien spielt die artenreiche Gruppe der Schlangen (*Bitis, Naja, Thrasops* etc.) aber eine bedeutende Rolle als Freßfeind.

Von wirbellosen Beutemachern scheinen mir nur Ameisen und unter ihnen die großen Treiberameisen (*Dorylus*) eine Bedeutung zu haben und dies insbesondere auf Jungtiere in Bodennestern. Ein Wurf mit noch nicht lauffähigen Jungen, deren Muttertier gerade abwesend ist, ist diesen Tieren rettungslos ausgeliefert. Andere bestandsregulierende Faktoren könnten Parasiten und durch Mikroben bedingte Krankheiten sein. Über ihre Wirkung ist aus dem tropischen Regenwald m. W. nichts bekannt.

Als bestandsgefährdend werden von den klimatischen Faktoren immer wieder extreme Niederschläge vermutet. Sie könnten im Tieflandsregenwald allenfalls dadurch wirksam sein, daß die betroffenen Tiere ertrinken, nicht aber durch Nässe und Abkühlung sterben, da die Temperaturen konstant über einer kritischen Grenze bleiben. Bodenverhältnisse und Bewuchs der Bodenzone des Regenwaldes, die meist sichere Lage der Nester der Nager, ihr Kletter- und Schwimmvermögen, lassen ein Ertrinken auch bei besonders starken Gewitterregen kaum möglich erscheinen. Allenfalls Jungtiere könnten davon betroffen sein.

Danksagung

Für finanzielle Hilfe danke ich dem DAAD, der Stiftung Volkswagenwerk und der DFG. Ferner bin ich allen – Direktoren, Präparatoren, Technikern des IRSAC – die meine Arbeit (auch in schweren Zeiten) unterstützten, zum Dank verpflichtet. Herzlichen Dank sage ich auch dem Graphiker Herrn Th. Osterwald für die Anfertigung der Abbildungen.

Zusammenfassung

Aufbauend auf Untersuchungen über Klima, Pflanzenwelt und Phänologie eines afrikanischen Tieflandsregenwaldes im östlichen Zaire und einer vorangegangenen Studie zur Fortpflanzung und Populationsstruktur von 13 Arten myomorpher Nager, werden in dieser Arbeit die Ursachen des jahreszeitlichen Verlaufs der Fortpflanzungsaktivität erörtert.

Der in einer Jahreskurve dargestellte Fortpflanzungsverlauf wird mit Umweltfaktoren verglichen. Eine klare, meist positive, Beziehung, aber kein direkter Zusammenhang besteht zur Niederschlagsverteilung. Untersuchungen zum jahreszeitlichen Angebot an Früchten und Samen der Urwaldbäume zeigten hingegen direkte Zusammenhänge. Trotz der Nähe zum Äquator bestehen im Untersuchungsgebiet recht deutliche Blüh- und Fruchtrhythmen, die wiederum die Fortpflanzungsaktivität positiv beeinflussen, was in zwei nahezu parallel laufenden Jahreskurven dargestellt wird. Die Fortpflanzung der überwiegend fruchtfressenden Arten scheint also direkt vom jahreszeitlichen Fruchtangebot abhängig. Dieser Befund wird durch das völlig abweichende Fortpflanzungsmuster bei drei insektivoren Nagerarten gestützt.

Die jährlichen Maxima von Baumfrüchten und Fortpflanzung bedingen auch eine gewisse Populationsperiodik, ohne daß es zu echten Übervermehrungen kommt. Fortpflanzungsunterschiede zwischen Wald- und Feldpopulationen innerhalb des Regenwaldbioms werden erörtert. Die meisten Arten können als sogenannte "k-selected species" bezeichnet werden. Sie haben jedoch eine sehr hohe jährliche Fortpflanzungsaktivität. Daraus kann auf hohe Einwirkung von Freßfeinden bzw. andere Mortalitätsursachen geschlossen werden.

Literatur

Delany, M. J. (1972): The ecology of small rodents in tropical Africa. Mammal Review **2**, 1–42.

Delany, M. J.; Neal, B. R. (1969): Breeding seasons in rodents in Uganda. J. Reprod. Fertil., Suppl. **6**, 229–235.

Dieterlen, F. (1967a): Jahreszeiten und Fortpflanzungsperioden bei den Muriden des Kivusee-Gebietes (Congo). Ein Beitrag zum Problem der Populationsdynamik in den Tropen. Z. Säugetierkunde **32**, 1–44.

— (1967b): La dynamique des populations des Muridés dans les forêts centrafricaines (région du Kivu). Chronique de l'IRSAC **2**, 33–34.

— (1967c): Ökologische Populationsstudien an Muriden des Kivugebietes (Congo). Teil I. Zool. (Syst.) **94**, 369–426.

— (1978): Zur Phänologie des äquatorialen Regenwaldes in Ost-Zaire (Kivu), nebst Pflanzenliste und Klimadaten. Dissertationes Botanicae **47**, J. Kramer Verlag: Lehre.

— (1985): Daten zur Fortpflanzung und Populationsstruktur der myomorphen Nager eines afrikanischen Tieflandsregenwaldes (Ost-Zaire). Z. Säugetierkunde **50**, 68–88.

Dubost, G. (1968): Aperçu sur le rhythme annuel de reproduction des Muridés du Nord-Est du Gabon. Biologia Gabonica **4**, 227–239.

Genest-Villard, H. (1980): Régime alimentaire des rongeurs myomorphes de forêt équatoriale (région de M'Baiki, République Centrafricaine.) Mammalia **44**, 423–484.

Happold, D. C. D. (1974): The small rodents of the forest-savanna farmland association near Ibadan, Nigeria, with observations on reproduction biology. Rev. Zool. Afr. **88**, 814–836.

— (1977): A population study of small rodents in the tropical rain forest of Nigeria. Terre et Vie **31**, 385–458.

— (1978): Reproduction, growth and development of a West African forest mouse, *Praomys tullbergi* (Thomas). Mammalia **42**, 73–95.

Harrison, J. L. (1955): Data on the reproduction of some Malayan mammals. Proc. Zool. Soc. London **125**, 445–460.
Medway, L. (1972): Phenology of a tropical rain forest in Malaya. Biol. J. Linn. Soc. **4**, 117–146.
Mildbraed, J. (1966): Grundzüge der Vegetation des tropischen Kontinental-Afrika. Willdenowia, Beih. **2**.
Rahm, U. (1970): Note sur la reproduction des Sciuridés et Muridés dans la forêt équatoriale au Congo. Rev. Suisse Zool. **77**, 635–646.
Richards, P. W. (1966): The Tropical Rain Forest. An Ecological Study. Cambridge: Univ. Press.
Taylor, K. D.; Green, M. G. (1976): The influence of rainfall on diet and reproduction in four African rodent species. J. Zool., Lond. **180**, 367–389.

Anschrift des Verfassers: Dr. Fritz Dieterlen, Staatliches Museum für Naturkunde, Schloß Rosenstein, D-7000 Stuttgart 1

Pugmarks and the biology of the Bobcat, *Lynx rufus*

By Marsha S. Winegarner

Receipt of Ms. 18. 11. 1984

Abstract

The maternal behavior, dispersal of cubs and associations with an adult, male consort of a 7-year-old female bobcat *(Lynx rufus floridanus)* are described. Data are based on foot tracking and direct observations from June 1980 to August 1981. Pugmarks were used to identify movements of individuals who were identified by facial patterns, size, and color patterns. Cubs born in May 1980 (one male, one female) received solid food at 8 weeks of age, nursed for 4 months, and at 9 months of age dispersed to opposite ends of the home range. They left the area at 14 months of age when their mother traveled with another litter. Consorts shared a home range, and sometimes rested together away from cubs. The male traveled widely in the range and occasionally left it, while the female moved within the boundaries. Methods of conspecific identification and communication included olfaction and vocalization.

Introduction

Bobcats *(Lynx rufus)* are a valuable natural resource both esthetically and in the control of rodent and lagomorph populations. Knowledge of their spacial and temporal occupation of an area is needed, particularly with regard to the movement of adults and the dispersal of young. This is important for proper management, especially in Florida and other states where they are hunted and their habitat continues to be destroyed. Present knowledge of the social interactions of the bobcat is derived from compilations of observations of hunters, naturalists, and pet owners (Seton 1929; Grinnell et al. 1937; Young 1958; Van Wormer and Terres 1964), from radiotelemetry studies (Provost et al. 1973; Bailey 1974; Hall and Newsom 1976; Kitchings and Story 1978; Guenther 1980), and from breeding data on captives (Mehrer 1975). Bobcats are solitary, except for a strong social bond between a female and her dependent cubs. The presence of a consort within the home range of the female has been observed (McCord 1973; Guenther 1980). Bailey (1973) and Kitchings and Story (1979) report on the dispersal of young from their natal home range.

A female bobcat *(L. r. floridanus)*, born in 1974, has produced cubs each year since 1976 and she is habituated to me (Winegarner and Winegarner 1982). In 1980 I found that travels of individual bobcats may be monitored on the sandy soils of central Florida by following their pugmarks. In this paper I discuss the history and value of tracking

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5003-0166 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 166–174

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

pugmarks and present data on the movements and behavior of the habituated female, her adult male consort and her cubs (1 male, 1 female) from May 1980 through August 1981.

Study area and methods

The bobcats were studied at the Archbold Biological Station and adjacent property, 12 km south of Lake Placid, Highlands County, Florida, USA (27° 11′ N, 81° 21′ W). The precise site was determined by the movement of the bobcats. The area encompassed diverse microhabitats within low and scrubby flatwoods associations with scattered seasonal ponds and bayheads on the Station (WOOLFENDEN 1969), and improved and native pastures with bayheads to the west (Fig. 1). The flatwoods are pine-palmetto-oak savannas with a preponderance of oak *(Quercus inopina)* and saw palmetto *(Serenoa repens)* in the shrub layer and scattered Florida slash pine *(Pinus elliotti)* and Florida sand pine *(Pinus clausa)* in the canopy. After heavy rains scattered prairies with poor drainage become seasonal ponds which connect man-made ditches and ponds with Lake Annie to the north. Islands of broad-leaved evergreen forests, locally called bayheads, are dominated by loblolly bay *(Gordonia lasianthus)*, redbay *(Persea borbonia)*, and sweet bay *(Magnolia virginiana)* and occur in permanently wet areas of the prairies.

The climate is characterized by frequent summer rainfall and dry winters. Total rainfall from June 1980 through August 1981 was 133.9 cm with rain reported on 147 days. Seventy percent of this rainfall occurred during the two summer seasons (June through August) with 31 cm in 35 days in 1980 and 68 cm in 64 days in 1981. Average maximum and minimum summer temperatures were 34.4 °C and 20.3 °C, respectively. Corresponding values for winter temperatures (December through February) were 22.3 °C and 5.6 °C. Temperatures below 0 °C occurred on 19 days. Average diurnal temperature varies about 15 °C. Dew is present most mornings of the year.

Firelanes and trails extend through most of the study area, and are used by bobcats in travel. The toe pads of the bobcats leave impressions (pugmarks) in the sand and differences in the pugmarks were used to identify the movements of the bobcats. When I saw bobcats I traced their pugmarks onto transparencies that were placed over a 15 × 23 cm pane of glass mounted in a wooden frame. This frame was made level over the pugmarks by adjusting flat-headed bolts in each corner. A fine-point, felt-tip pen was used to trace the pugmarks onto the transparency.

Tracking of pugmarks was usually done in the morning while the sand was moist with dew. Soil moisture was recorded and additional tracings were made under a variety of soil conditions. I was able

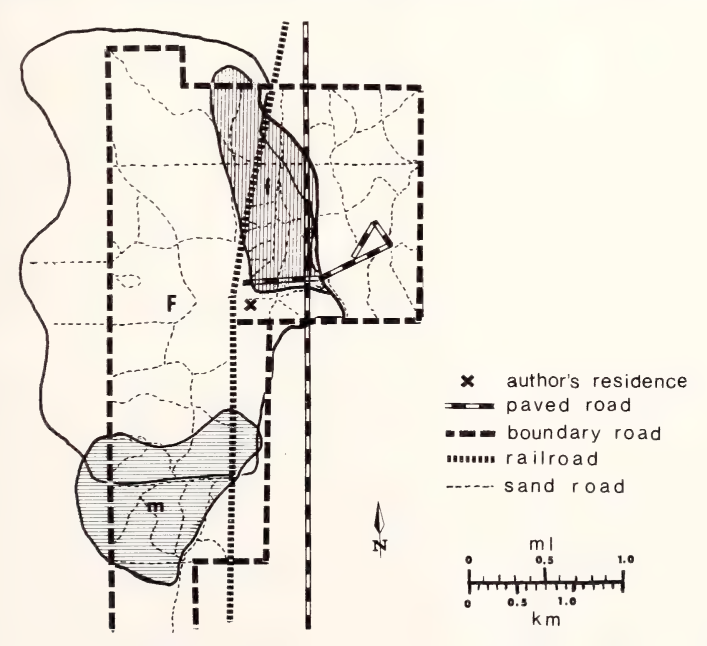


Fig. 1. Home range of an adult female bobcat (F) and the area used by the male cub (m) and the female cub (f) before their final dispersal

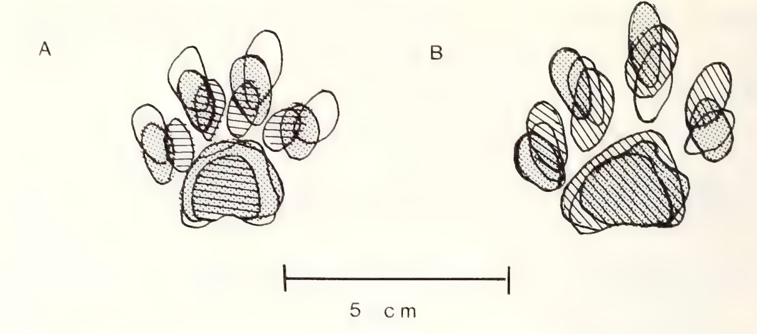


Fig. 2. Tracings of the pugmarks of bobcats. A. Open = resident female, stipples = male cub, and lines = female cub. B. Open = resident female, stipples = non-resident male, and lines = resident male

to identify the pugmarks of 3 adults and 2 cubs with ease. The pugmarks of the habituated, adult female were easily distinguished from those of the other adults, both males, on the basis of size and position of the pads (Fig. 2). Pugmarks of the cubs were smaller than those of the adults. The pugmarks of the male cub were broad compared to those of the female cub (Fig. 2). Tracks made as a bobcat walks were traced; when a bobcat runs the hindpads tend to land in the impression made by the forepads.

Identification of felids by their pugmarks is not a new technique. Koford (1977) identified those of the puma *(Felis concolor)* in California with photographs. In Nepal, McDougal (1977) studied a population of tigers *(Panthera tigris)* by remembering the nuances between the pugmarks. In India, Panwar (1979) and Choudhury (1971) used tracers to observe the differences in tiger pugmarks.

In this study frequent observations of the female were possible because my residence is in her range (Fig. 1). Bobcats were also identified by size, facial markings, and color patterns. Of the two cubs born in 1980, the male was larger and his pelage was spotted. Bobcats were observed 138 times; from fleeting glimpses to hours at a midday refuge. Over 1,600 km were walked to determine the movements of the cats and data were mapped daily. Distances were calculated on the graphics tablet of a computer. Observations were tape recorded and transcribed daily.

Results

In 1980 the habituated female bobcat gave birth during the first week of May in a dense bayhead. Birth was determined by her physical appearance. I tracked her to the den until 28 June when the cubs were moved 1.2 km east to a low flatwoods. I first saw these cubs, when they were 11 weeks old, as they traveled from their low flatwoods refuge enroute to a third site about 0.86 km eastward in a stand of rosemary *(Creatiola ericoides)*. Here, the cubs wandered over about 0.4 ha. From July until September, they moved within the center of the range and occupied refuges from 2 to 6 days. A stand of rosemary or palmetto *(Serenoa repens)* was always nearby and used as shelter.

The cubs continued to nurse regularly until the end of the fourth month, but I first saw cubs receive food from their mother at about 11 weeks of age. She dropped a cotton rat *(Sigmodon hispidus)* in front of them and called. Food was generally eaten by the first cub to reach it. Cubs were observed to fight over food on only two occasions and low intensity threats with the head raised while sitting and growling left one cub backing away. As the cubs matured, they chased, mouthed, and slapped their mother as she growled and made it more difficult for them to take food from her. If the cubs did not chase their mother for food she either dropped it in front of them or ate it herself. Occasionally food was not eaten and it was covered with vegetation either by a cub or the mother and retrieved before leaving the area. Stomachs, gizzards, beaks, feet, feathers, and fur were found uncovered. The cubs played with small prey, especially insects, and stalked and attacked most moving objects.

Occasionally, when alarmed, the young gave high pitched distress calls, and the female rendered a reassuring "yeow-yeow", which brought the cubs to her. When the female attempted to keep the cubs from following, her call was an "arf-arf" like the sound of a small barking dog.

Olfaction was an important form of intraspecific communication. Usually when leaving an area, the female sprayed a mist from the anal region, without scraping, in a rest area. To greet their mother, cubs often raised their tail onto her shoulders or flank and sprayed. Until the cubs were four months old the mother licked their anal region and then they usually rubbed under her chin. Cubs were groomed by their mother and each other before and after rest and play periods. Social licking was common until the cubs dispersed.

Bobcat scrapes (Bailey 1972) were not common on firelanes during the summer, however in late August the female began to scrape about every 100 m on the firelanes in the center of the range. These scrapes in the sand were made by alternate strokes of the hind feet while the posterior portion of the body was lowered. Liquid, probably urine containing secretions of the anal sacs, was placed in them. Scrapes were made on bare sand and in leaf litter. During September and October when the cubs were 5 and 6 months old, respectively, they occupied four different areas near the perimeter of the range and scrapes were made around these areas. The cubs began to hunt with their mother along the range boundaries. The family occupied an area for 2–6 days as they did at earlier refuges, but moved to another area more frequently as the cubs matured. From 23 November onward scraping intensified and scrapes were as common as every 50 m along the trails until February.

A liquid from the anal region was sprayed on vegetation, especially palmetto, while standing and without scraping, throughout the year.

The dispersal of cubs began in December at 8 months when they were first observed to leave scent in scrapes along a trail. By January one or both cubs frequently traveled alone, but when traveling together during the first 2 weeks of that month all three cats sometimes scraped beside each other. For example, on 2 January 1981 the cats left the vicinity of my residence at 0750 hours, moved east 0.38 km, crossed a paved road, and walked north 1.64 km. At intervals of 20 to 75 m they each left scrapes within a meter of each other on five sites and two scraped together on two additional sites (one contained feces) as they traveled. The last day that the family moved together was 15 January 1981, as they walked south on the west boundary of the Station. The male cub remained in the southern portion of the home range. For the next 5 days the mother and her female cub remained together in the central and northeast part of the range until the female cub established herself in the northeast (Fig. 1). There was no indication that the cubs were together again after they became established on opposite sides of the family range.

The mother traveled to each end of the range almost every day until 26 January. During this 12 days, she passed within 200 m of my residence on four occasions, but did not stop as she otherwise did when this near. After 26 January the tracks of the mother were not found in portions of the range occupied by the cubs, but only along boundaries of the new, temporary ranges of the cubs, adjacent to her own, where she had traveled during their dispersal. Data from a 1982 litter indicate the female chases and strikes a cub who returns to her domain.

Records of pugmarks indicate the home range of the female in 1980 from the birth of the cubs until their dispersal in January 1981 was 6.45 km^2. In January, her home range was reduced to 4.68 km^2 when she temporarily vacated about 1.77 km^2 for use by her cubs.The male occupied 0.65 km^2 in the south plus an additional 1.04 km^2 to the south of her range. The female cub acquired 1.12 km^2 of her range from her mother and occupied an additional 0.22 km^2 to the northeast (Fig. 1).

By mid-June 1981 the adult traveled with another litter. The cubs born in 1980 were now about 14 months old. Their pugmarks were no longer found and the female again

traveled the full 6.45 km^2 of her home range. In July and August I continued to regularly track in the area but neither the cubs nor their pugmarks were observed.

In this study the first time I observed interaction among adult bobcats was on 8 September 1980. Before sunset the female entered a 20 m wide firelane from a footpath in front of me, looked at me and crouched to the ground near shrubs in the center of the firelane. After her low calls, a male came onto the firelane from the path, approached her from the front, passed her until their bodies were parallel and close, and then continued across the firelane. He walked down the path for 10 m and sat until the female got up and trotted toward him. The male, whose pugmarks were easily identified by two splayed toes on his left forepaw, occupied the range with the female. Six hours before this meeting the male cub, partially hidden in the vegetation, had growled periodically for over an hour after his mother had carried food to him. I do not know if the adult male was present then, but the cubs were left behind when the adults left the area. On four subsequent occasions this male was near the family for as long as five hours.

The consorts spent time together prior to the 1981 breeding season. As the cubs dispersed I frequently found the tracks of the male near the female. A viscous substance sprayed on vegetation commonly marked trails from late in January through March 1981. On 23 and 29 January the pair used the same road. On 23 January tracks of the female and her male cub were together. Temporal sequence is unknown but both entered a dry pond, and the tracks of the female came out of the pond, through vegetation and onto the road where her consort left tracks this night. The cats left in opposite directions. The tracks of the male cub indicate that it came onto the road 0.5 km north of its mother and circled back into the vegetation.

On 26 January the consorts had traveled northwest through the center of their range on the same road. During the next two days the consort was not found, but the female was seen on 27 January in the field and at my residence. She was unusually amicable. Two of her scats were found and neither was in the usual type of scrape. The next day tracks showed that she traveled south alone. On 29 January the consorts walked on the same roads for over 1.83 km in the same direction. Both cats sprayed the vegetation and the female sprayed twice in the yard at my residence on that day. Small, wet, brown feces were found on the firelanes and paths until 6 February. I believe these to be signs of estrus. On 3–4 February and 6 February an adult male from the northeast was tracked in the northern end of the home range of the female, while her consort was in the southwest. From 15 to 19 February the tracks of the consort were found on paths traveled by the female about 24 hours earlier. On the morning of 19 February their tracks met from opposite directions and turned into the vegetation; the cats parted before 0945 hours. I tracked the male 1.34 km to the west and the female over 1.50 km to the north before 1130 hours. Their tracks crossed again on 23 February. On 24 February she was in the same area as her consort and the male from the northeast, and on 26 February an open wound, approximately 5 × 15 mm, was observed on the nape of the female. On 4, 7, 17, and 30 March the consorts continued to cross paths. When observed on 14 March from 0.3 m, the female was obviously pregnant. She gave birth to her sixth litter on 4 or 5 April 1981. The consort was with the female on 20–22 April and 8–9 May for several hours in midday as she rested about 2.12 km from her den.

Discussion

Tracking and observations of bobcats revealed that in Florida cubs remained near their birthplace for about 2 months. Four of seven other litters of this female were also first seen when they were 2 months old (Winegarner and Winegarner 1982). After the cubs were 3 months old their propensity to hunt and play increased and the mother moved them into new areas of the home range. This provided them with a knowledge of their natal home

range and experience in hunting. In Idaho, BAILEY (1973) first observed movement of bobcat cubs after they were 3 months old.

In 1980 both cubs in this study remained with their mother for 9 months. From January and until June 1981 they occupied space at opposite ends of their natal home range and utilized areas familiar to them. In July 1981 a new litter began to travel with their mother. The 1980 offspring were not found in July or August and probably dispersed.

In Tennessee, KITCHINGS and STORY (1979) reported that a radiocollared male and female "juvenile" both settled in an area "remote from their rearing grounds" that was not utilized by their parents. Their data indicate that the settlement areas of the 2 cubs overlapped. No data were presented on the amount of time the cubs were with their mother. BAILEY (1973) reports that in Idaho young disperse from their natal home range and he was able to recapture 5 marked cubs as adults and they were 10–29 km from their birthplaces. In my study pugmarks indicated that bobcats disperse from their natal area after a period of solitude in a familiar area.

The temporary tenure a cub assumes in the home range of its mother insures that a home range is occupied. The independent cubs did not disperse until the next litter moved from the natal den, and the reproductive success of their mother was apparent.

Bobcats are seasonal breeders. CROWE (1975) found that male bobcats in Wyoming undergo annual cycles of testicular development and regression with apparent reduction in testis volume during the summer months. As a tentative schedule of spermatogenic capacity he reports that sperm production begins during September and October with mature males fecund from this period until spermatogenesis in arrested probably in the summer months. In my study the consorts were together in September 1980 when the female had cubs of traveling age and from January through May for several hours. In Idaho, BAILEY (1974) found tracks to indicate two adults were together in November. He did observe a pair of bobcats during the breeding season accompanied by two nearly year-old cubs. In Nepal, MCDOUGAL (1977) found that a tigress often keeps $^{2}/_{3}$ grown cubs with her while in the company of a male.

LEYHAUSEN (1979) notes the preference of female cats for a certain male. My observations confirm a relatively monogamous relationship between a pair and I beliefe they share the responsibility of maintaining home range boundaries. The male traveled more widely than the female when she cared for 3 to 9 month old cubs. Radio-tracking data of BAILEY (1974) in Idaho and GUENTHER (1980) in Florida indicate that mobility of males was greater than females during spring and summer when the home ranges of a pair overlapped. In my study the only time an adult other than the consort was with the female was when she showed signs of estrus.

Bobcats are polyestrus with two or three cycles a year (CROWE 1975; MEHRER 1975). Estrogen levels of captive animals in North Dakota were highest in April, June and August. The average heat period lasted 7.5 days. A highly significant association between behavioral patterns and cytological appearance of the vagina was observed at every stage of the estrous cycle and propensity for increased motor activity during proestrus was evident (MEHRER 1975). The Floridan female moved to each end of the home range at least daily during the last two weeks of January. This may have been a result of her proestrous condition. During this period she dispatched her cubs to opposite ends of the home range and was able to make her reproductive condition known to the consort and the males in adjacent home ranges. She was believed to be in estrus from 29 January to 6 February (9 days). Signs of heat were similar to those I observed during her 1978 breeding season; moist feces, a tolerant and tranquil disposition and spraying on the vegetation. Captive females (MEHRER 1975) urinated and rubbed themselves about the head and shoulders on every available object in a "seemingly random manner" until they finally came into estrus and were friendly toward a male. While KLEIMAN (1974) noted flank rubbing, rolling on the back, and lordosis as the best signs of heat in the tiger, MEHRER (1975) associated

rubbing and rolling with proestrus in the bobcat. I have observed head rubbing and rolling in previously sprayed areas, while the female was with mobile cubs. McCord (1973) found evidence of "running encounters" and "ambush-behavior" during estrus while tracking bobcats in the snow, but this was not evident in the sand.

Most mating probably occurred with the consort male. Males in adjacent home ranges and perhaps transients are probably attracted to the female in the breeding season by the scent she sprays along the boundaries. Consorts associated for several hours for 2–3 days at a time during late January and until May 1981. Only during estrus and pregnancy was another male from an adjacent home range tracked near the female in her home range. The attraction of males to females during and after breeding was probably the reason for the male-male home range overlap reported for bobcats (Bailey 1974). McCord (1973) found tracks of a female on 12 March followed by three males (one was the consort) and on 21 March her tracks were found with a non-consort male. Schaller (1967) found that tigers, who also travel widely in estrus, are sometimes followed by several males.

In 1981 the Floridan female gave birth 57 ± 1 days after the last day of estrous behavior. This is within the 50–60 day gestation period reported for bobcats (Young 1958). To verify existing data Mehrer (1975) induced estrus with pregnant mare serum gonadotropin (PMSG) and a bobcat gave birth 67 days after the last date of breeding. He noted that the PMSG extended gestation in the puma, as it did in the domestic cat (Colby 1970).

An extension of male-female associations into the pregnancy period occurs in other felids and other mammals. Domestic cats (Scott and Lloyd-Jacob 1955) and tigers (Kleiman 1974) may exhibit estrous behavior and even mate when not in heat and when pregnant. The consort in my study rendezvoused with the female during pregnancy and away from the densite in the second and fifth weeks after parturition. Domestic cats, the European wildcat *(Felis silvestris)*, and the fishing cat *(Prionailurus viverrinus)* exhibit false heat a few weeks after the birth of the young (Leyhausen 1979). The association of consorts at this time may be important to maintain their bond. In my study the pair continued to associate after the cubs dispersed.

The use of pugmarks to identify and study bobcats is a valuable technique on sandy soils of Florida and has been useful in other geographic locations. In 1953 Bruce described the long established method of cat hunters in California as one of identifying and following tracks. Snow tracking has generally been an accepted means of collecting data on bobcats in the north. In Massachusetts (Marston 1942) and in Minnesota (Rollings 1945) home ranges of 47–104 km^2 and 39–52 km^2, respectively, were determined in this manner. In the south where, according to radiotelemetry studies, smaller home ranges of 3–5 km^2 in South Carolina (Marshall 1969) and 6–14 km^2 in Florida (Guenther 1980) were reported the task of direct monitoring of a group of bobcats is feasible.

Monitoring by pugmarks eliminates the need for trapping, and time required to trap a bobcat can be considerable. In Idaho, Bailey (1973) found that it required an average of 567 trap nights to initially trap an adult cat and 1,020 to recapture one. In Florida with more accessible terrain Guenther (1980) averaged 1 cat in 64 trapnights. Transient and trap shy animals may never be monitored and distort the final interpretation of the data. Scent marks and other aspects of the animals behavior may go unnoticed.

In Florida a scent station census technique has been used to count bobcats (Brady 1979). At a scent station a meter circle of sifted soil is cleared, and an odorant is placed in the center and tracks are reported. The identification of pugmarks of individuals would provide a better index of bobcat populations. The sex of a female can be determined when she travels with cubs. The sexes of cubs in a litter could provisionally be determined by the larger pugmarks of the male cubs.

If our knowledge of the bobcat is to continue to expand we must acquire more data on the activity of individual bobcats at close range. Pugmarks provided information on the movements and behavior of bobcats in this study but further assiduous testing of the technique is necessary to determine its feasibility when monitoring larger populations.

Acknowledgements

This study was possible through the generosity of the late RICHARD ARCHBOLD, founder of the Archbold Biological Station, the continued support of PAGE and FRANCES HUFTY, the consideration of Dr. JAMES N. LAYNE, the Executive Director, and a sabbatical leave from Highlands County Schools, Florida. I thank Prof. PAUL LEYHAUSEN for guidance and encouragement, Dr. WARREN ABRAHAMSON for the use of a computer, and CHESTER WINEGARNER for making the tracer and for support and assistance.

Zusammenfassung

Fährten und Biologie vom Rotluchs, Lynx rufus

Bei einem 7 Jahre alten weiblichen Rotluchs *(Lynx rufus floridanus)* werden mütterliches Verhalten, Ausbreitung von Jungtieren und Assoziationen mit einem adulten männlichen Individuum beschrieben. Die Angaben basieren auf Fährtenanalysen und direkten Beobachtungen von Juni 1980 bis August 1981. Zur Analyse von Ortsveränderungen wurden die charakteristischen Fußabdrücke der durch Gesichtszeichnung, Größe und Farbgebung unterscheidbaren einzelnen Individuen benutzt. Die Jungen (1, 1), im Mai 1980 geboren, erhielten im Alter von 8 Wochen feste Nahrung und wurden 4 Monate lang versorgt. Im 9. Lebensmonat vereinzelten sie sich in entgegengesetzten Regionen des mütterlichen Aktionsraumes. Dieses Areal verließen sie, 14 Monate alt, als die Mutter erneut Junge führte. Adultes Männchen und Weibchen teilten den Aktionsraum miteinander, und gelegentlich ruhten sie gemeinsam, von den Jungtieren entfernt. Das Männchen durchstreifte den Aktionsraum weit und verließ ihn gelegentlich, während das weibliche Tier sich ausschließlich innerhalb der Grenzen aufhielt. Identifikation und Kommunikation der Geschlechter beinhaltete Geruch und Vokalisation.

References

BAILEY, T. N. (1973): Ecology of the bobcat with special reference to social organization. Ph. D. Thesis, Univ. Idaho.

— (1974): Social organization of a bobcat population. J. Wildl. Manage. **38**, 435–446.

BRADY, J. R. (1979): Preliminary results of bobcat scent station transects in Florida. Bobcat research conference report. Front Royal, Virginia. pp. 101–103.

BRUCE, J. (1953): Cougar killer. New York: Comet Press.

CHOUDHURY, S. R (1971): With the tiger-tracer. Cheetal **13**, 19–25.

COLBY, E. E. (1970): Induced estrus and timed pregnancies in the cat. Lab. Animal Care **20**, 1075–1080.

CROWE, D. M. (1975): Aspects of ageing, growth, and reproduction of bobcats from Wyoming. J. Mammalogy **56**, 177–197.

GRINELL, J.; DIXON, J. S.; LINDSDALE, J. M. (1937): Furbearing Mammals of California. Vol. 2, pp. 590–622. Berkley: Univ. California Press.

GUENTHER, D. D. (1980): Home range, social organization, and movement patterns of the bobcat in south central Florida. M. S. Thesis, Univ. South Florida.

HALL, H. T.; NEWSOM, J. D. (1976): Summer home ranges and movements of bobcats in bottomland hardwoods of southern Louisiana. Proc. S. E. Assoc. Game and Fish Comm. **30**, 427–436.

KITCHINGS, J. T.; STORY, J. D. (1978): Preliminary studies of bobcat activity patterns. Proc. Annu. Conf. S. E. Assoc. Game and Fish Comm. **32**, 53–59.

KLEIMAN, D. G. (1974): The estrous cycle of the tiger *(Panthera tigris)*. In: The World's Cats, II: Biology, Behavior and Management of Reproduction. Ed. by EATON, R. L. Seattle, Washington: Feline Research Group, Woodland Park Zoo. pp. 60–75.

KOFORD, C. B. (1977): Status and welfare of the puma, *Felis concolor*, in California, 1973–1976. Final report to Defenders of Wildl., Nat. Aud. Soc.

LEYHAUSEN, P. (1979): Cat Behavior (Transl. by B. A. TONKIN). New York: Garland Press.

MARSHALL, A. D. (1969): Spring and summer movements and home ranges of bobcats in the coastal plain of South Carolina. M. S. Thesis, Univ. Georgia.

MARSTON, M. A. (1942): Winter relations of bobcats to white-tailed deer in Maine. J. Wildl. Manage. **6**, 328–337.

MCCORD, C. M. (1973): Courtship behavior in free-ranging bobcats. In: The World's Cats. I: Ecology and Conservation: Ed. by EATON, R. L. Winston, Oregon: World Wildlife Safari, pp. 76–87.

MCDOUGAL C. (1977): The Face of the Tiger. London: Rivington Books.

MEHRER, C. F. (1975): Some aspects of reproduction in captive mountain lions *Felis concolor*, bobcats *Lynx rufus*, and lynx *Lynx canadensis*. Ph. D. Thesis, Univ. North Dakota.

PANWAR, H. S. (1979): A note on tiger census technique based on pugmarks tracings. Tigerpaper **6**, 16–18.

PROVOST, E. E.; NELSON, C. A.; MARSHALL, A. D. (1973): Population dynamics and behavior in the bobcat. In: The World's Cats, I: Ecology and Conservation Ed. by EATON, R. L. Winston, Oregon: World Wildlife Safari. pp. 42–67.
ROLLINGS, C. T. (1945): Habits, foods and parasites of the bobcat in Minnesota. J. Wildl. Manage. **9**, 131–145.
SCHALLER, G. B. (1967): The Deer and the Tiger. Chicago: Univ. Chicago Press.
SCOTT, P. P.; LLOYD-JACOB, M. A. (1955): Some interesting features in the reproductive cycle of the cat. Stud. Fert. **17**, 123–129.
SETON, E. T. (1929): Lives of Game Animals. Garden City, New York: Doubleday, Doran and Co.
VAN WORMER, J.; TERRES, J. K. (1964): The World of the Bobcat. New York: Lippincott.
WINEGARNER, C. E.; WINEGARNER, M. S. (1982): Reproductive history of a bobcat. J. Mammalogy **63**, 680–682.
WOOLFENDEN, G. E. (1969): Breeding bird censuses of five habitats at Archbold Biological Station. Aud. Field Notes **23**, 732–738.
YOUNG, S. P. (1958): The Bobcat of North America. Harrisburg, Pennsylvania: Stackpole.

Author's address: MARSHA S. WINEGARNER, 2360 Old State Road Eight, Venus, FL 33960, U.S.A.

Feinstrukturelle Untersuchungen am Gefrierbruchpräparat von Lungenalveolen der Krabbenfresser- *(Lobodon carcinophagus)* und Weddellrobbe *(Leptonychotes weddelli)*[1]

Von U. WELSCH

Aus der Anatomischen Anstalt der Universität München

Eingang des Ms. 28. 1. 1985

Abstract

Freeze fracture investigations of the pulmonary alveoli of the crabeater- (Lobodon carcinophagus) and Weddell seals (Leptonychotes weddelli)

The fine structure of the blood/air barrier in the lung of two species of Antarctic seals *(Lobodon, Leptonychotes)* was studied by application of the freeze fracture technique. The tight junction of the alveolar epithelium is composed of 3–6 sealing strands which are interconnected by abundant anastomosing strands, thus creating a net-like structure. Between endothelial cells of the alveolar blood capillaries only 1–4 sealing strands, which are only loosely interconnected, build up the tight junction. Since these figures fall within the range of terrestrial mammals it is inferred that the principal barrier for fluid movements in the pulmonary alveoli of all mammals – independent of their way of life – is located in the alveolar epithelium. The temporarily high hydrostatic pressure which can rest upon the diving seals has obviously no effect on the morphology of the tight junctions in the blood/air barrier. The pneumonocytes II contain numerous large lamellar bodies, the individual smooth lamellae of which usually are stacked upon each other. The smooth alveolar surface-film is marked by wavy grooves.

Einleitung

Ziel der vorliegenden Untersuchung ist die Darstellung der Alveolarepithelien und der Blut/Luftschranke in der Lunge von *Lobodon carcinophagus* und *Leptonychotes weddelli* im Gefrierbruchpräparat. Diese Technik ist besonders geeignet, funktionell wichtige Strukturen wie Zellkontakte und andere Membrandifferenzierungen im Elektronenmikro-

[1] Mit dankenswerter Unterstützung durch die DFG (We 360/2).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5003-0174 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 174–182

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

skop klar sichtbar zu machen; sie vermeidet, daß das Präparat durch zahlreiche chemische Lösungen geführt wird, gibt oft einen plastischen Eindruck vom Präparat und ist daher eine wertvolle Ergänzung zur Technik der Transmissionselektronenmikroskopie.

Tauchende Säugetiere zeigen im Bereich des Atmungs- und Kreislaufapparates eine Reihe von funktionellen und strukturellen Besonderheiten (siehe z. B. Harrison und Tomlinson 1963; Scholander 1963), die für die Weddellrobbe aus physiologischer Sicht von Kooyman (1981 c) zusammengefaßt wurden. Auch im histologischen Bereich wurden in der Lunge von einzelnen Meeressäugern auffällige Strukturen beschrieben, wie z. B. Knorpel in den Wänden der Bronchiolen, ungewöhnlich breite Bindegewebssepten zwischen den Lungenläppchen und sphinkterartige Anordnung der glatten Muskulatur im Bereich der terminalen uns respiratorischen Bronchiolen (Hepburn 1915; Lacoste und Baudrimont 1933; Belanger 1940; Simpson und Gardner 1972; Boyd 1973; Welsch und Drescher 1982). Zur Ultrastruktur der Alveolarwände der Weddell- und Krabbenfresserrobbe ist aus transmissionselektronenmikroskopischen Beobachtungen bekannt, daß sie aus einem Epithel mit Pneumonozyten I und II bestehen (Boyd 1973; Boshier 1974; Boshier und Hill 1974; Welsch und Drescher 1982), wobei subjektiv der Eindruck entstand, daß die Pneumonocyten II, die den „Surfactant" hervorbringen, zahlreicher sind als bei terrestrischen Säugetieren. Der Durchmesser der Blut/Luftschranke scheint bei den untersuchten Robben etwas dicker zu sein als bei terrestrischen Carnivoren; eine genaue Analyse der Zellkontakte zwischen den Alveolarepithelzellen und den Endothelzellen der Blutkapillaren in den Alveolarsepten steht noch aus und soll hier nachgeholt werden. Die Kenntnis speziell der Zonulae occludentes (tight-junctions), ist deshalb wichtig, weil diese Kontakte die entscheidende Barriere für Flüssigkeitsbewegungen zwischen Blut- und Luftraum sind (Clementi 1970; Schneeberger und Karnovsky 1971). Flüssigkeitsansammlungen im Interstitium der Alveolarsepten oder sogar in den Lungenalveolen würden den Gasaustausch behindern.

Material und Methode

Lungengewebe von je 2 adulten weiblichen Weddellrobben *(Leptonychotes weddelli)* und Krabbenfresserrobben *(Lobodon carcinophagus)* wurde vom verstorbenen Dr. E. Drescher während der deutschen Filchner-Schelfeis-Expedition 1980/81 gesammelt. Proben von Lungengewebe (Kantenlänge ca. 2 × 2 mm) wurden ca. 10 Minuten nach dem Tod der Tiere in 3,5 % kaltem phosphatgepufferten Glutaraldehyd (pH 7,5) fixiert und in dieser Form für einige Wochen im Kühlschrank aufbewahrt. Für die Gefrierbruchpräparation wurden die Proben in mehrfach gewechseltem Phosphatpuffer ausgewaschen, 1 Stunde mit 30 % Glycerin in physiologischer Kochsalzlösung infiltriert, in flüssigem Freon 22 (Monochlordiflourmethan) eingefroren und dann einige Tage in flüssigem Stickstoff aufbewahrt. Gefrierbrechen und Bedampfen (Platin und Kohle) erfolgten in einer BALZERS-Gefrierbruchanlage BA 360. Einige Präparate wurden tiefgeätzt. Die gereinigten Abdrücke wurden auf Kupfernetzen aufgefangen und in einem PHILIPS EM 300 und ZEISS EM 10 untersucht und photographiert. Zur Nomenklatur der Gefrierbruchpräparate siehe Branton et al. (1975)

Ergebnisse

Obwohl sich die beiden untersuchten Robbenarten in Hinsicht auf ihre Lebensweise unterscheiden und die Weddellrobbe deutlich tiefer und langanhaltender taucht als die Krabbenfresserrobbe (Kooyman 1973, 1981 a, b), zeigen sie hinsichtlich der hier analysierten Strukturen keine verwertbaren Unterschiede. Die folgende Befunderhebung gilt daher für beide Arten.

Im Gefrierbruchpräparat lassen sich im Alveolarepithel die für Säugetiere üblichen 2 Zelltypen unterscheiden: Pneumonozyten I und II. Die apikale und basale Plasmamembran der Pneumonozyten I enthält in der ans Zytoplasma grenzenden Membranfläche (P-Fläche) Membranpartikel, die in der apikalen Membran recht zahlreich sein können (Abb.

1 b); im Zytoplasma treten einzelne Transportvesikel auf, die lokal gehäuft vorkommen. In den Pneumonozyten II fallen besonders die Lamellenkörper auf. Die einzelnen Lipidlamellen sind in den nicht geätzten Präparaten glatt; in geätzten Präparaten ist ihre Oberfläche oft in unregelmäßiger Weise gewellt. Die dichtgelagerten Lipidlamellen füllen die membranbegrenzten Körper weitgehend aus (Abb. 2, 3 b). Sie sind im allgemeinen übereinander gelagert, es können aber auch Störungen in der Regelmäßigkeit der Lagerung auftreten. In der Peripherie der Lamellenkörper kann amorphes Material vorkommen. Die apikale Membran der Pneumonozyten II trägt Mikrovilli, deren Membran (P-Fläche) reich mit Membranpartikeln besetzt ist. Die Zonula occludens zwischen den alveolären

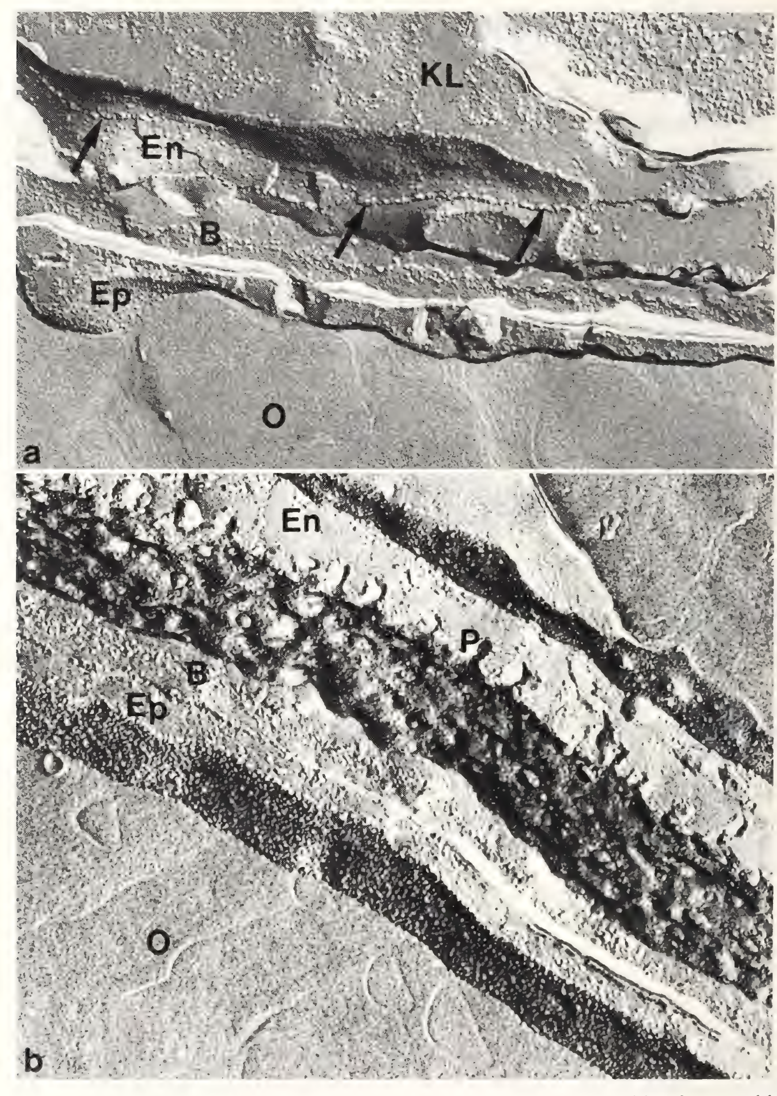


Abb. 1. Blut/Luftschranke in der Lunge der Weddellrobbe (a) und der Krabbenfresserrobbe (b). B: Basallamina, En: Kapillarendothel, Ep: Alveolarepithel, KL: Lumen der Blutkapillare, O: Oberflächenfilm in der Alveole, P: Pinozytosebläschen. Pfeile: Zonula occludens des Endothels. a × 48 400, b x 49 200

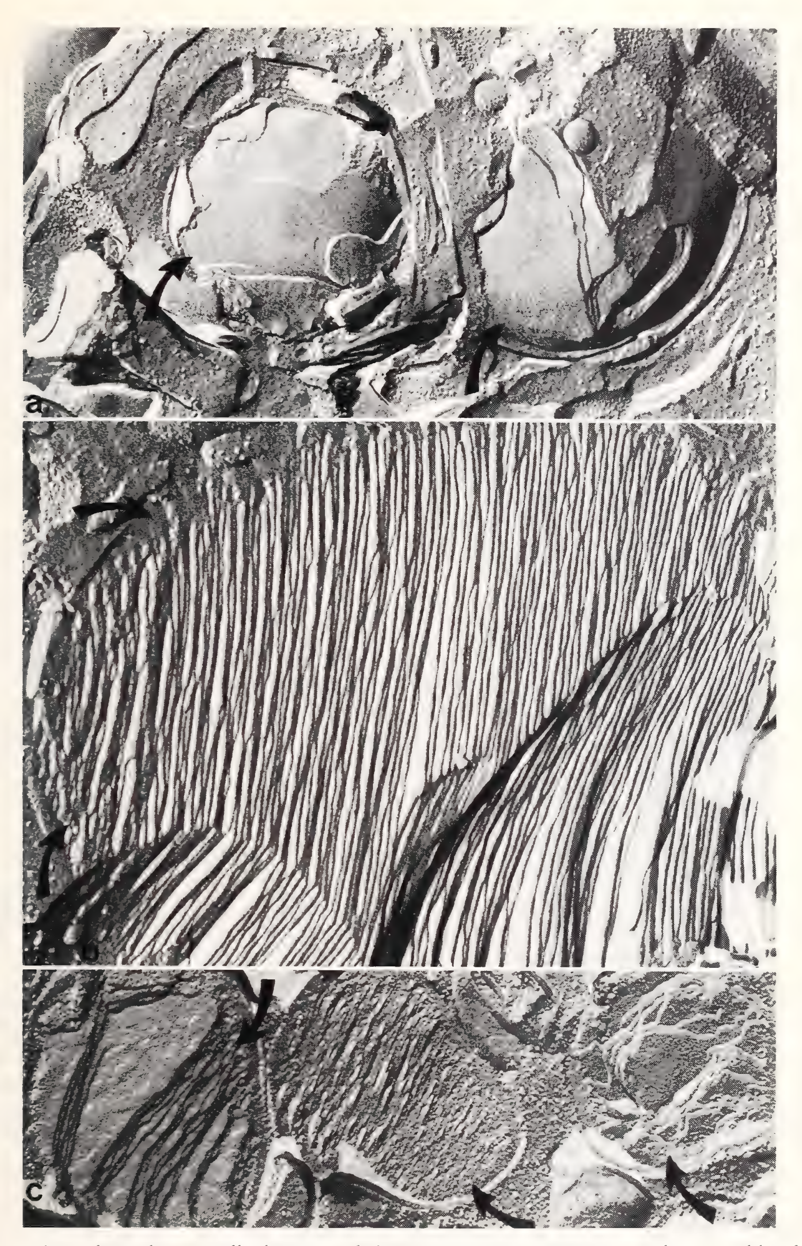


Abb. 2. Feinstruktur der Lamellenkörper (Pfeile) in Pneumonozyten II, a u. b = Krabbenfresserrobbe, c = Weddellrobbe. a × 38 600, b × 60 500, c × 48 400

Epithelzellen baut sich aus 3–6 ununterbrochenen übereinanderliegenden versiegelnden Leisten in der P-Fläche der Membran auf, die über zahlreiche anastomosierende Leisten miteinander vernetzt sind (Abb. 3 a, b). Im Alveolarraum, dem Epithel aufliegend, ist oft der Oberflächenlipidfilm freigelegt. Er ist glatt und enthält keine Membranpartikel, ist aber von einzelnen flachen Furchen durchzogen (Abb. 1 b).

Das Endothel der alveolären Blutkapillaren ist durch eine große Anzahl von Endozyto-

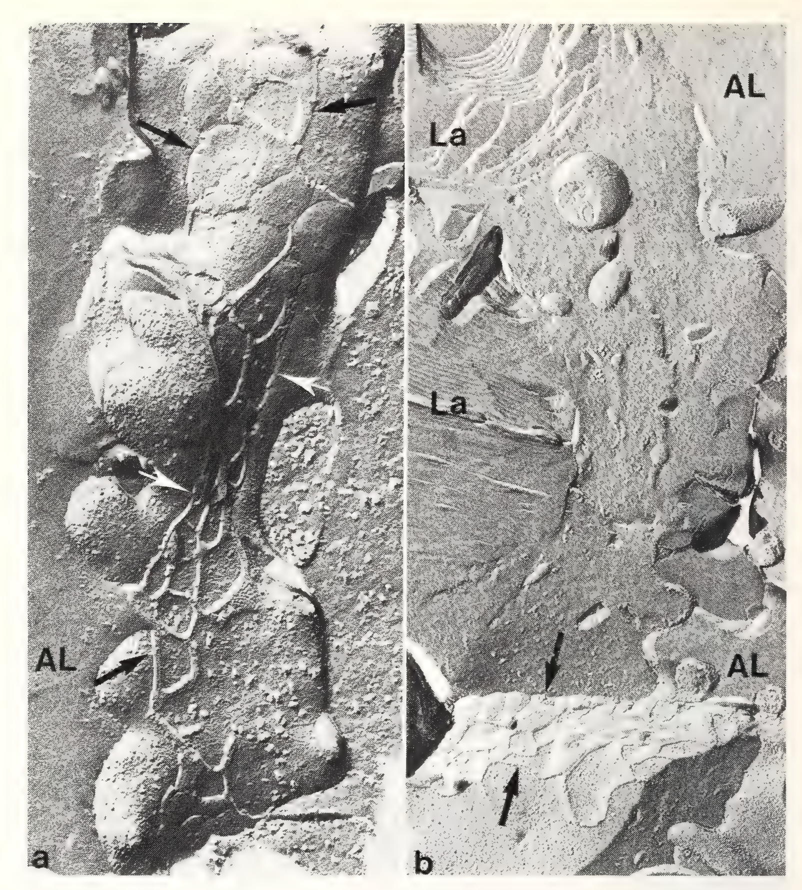


Abb. 3. Zonulae occludentes (Pfeile) im Alveolarepithel der Weddellrobbe (a) und der Krabbenfresserrobbe (b). AL: Alveolarlumen, La: Lamellenkörper in Pneumonozyt II. a × 60 500, b × 38 600

sevesikeln gekennzeichnet (Abb. 1 b, 4 b, c). Die Zahl der Membranpartikel erscheint geringer als im Alveolarepithel. Im Kontaktbereich zwischen zwei Endothelzellen sind Zonulae occludentes ausgebildet, die aus 1–4 (meistens 1–2) versiegelnden Leisten bestehen (Abb. 4). Unterbrechungen in diesem Leistensystem wurden gelegentlich beobachtet, Anastomosen zwischen den etwas gewellt verlaufenden Leisten sind viel seltener als im Epithel. Die Leisten bestehen im Endothel aus Partikelreihen, während sie im Epithel aus durchgehenden Graten aufgebaut sind. Vereinzelt wurden in unmittelbarer Nachbarschaft der Zonulae occludentes des Endothels und Epithels kleine Maculae communicantes (gap junctions, Nexus) beobachtet (Abb. 4 d).

Diskussion

Die für das Verständnis der Blut/Luftschranke in der Robbenlunge wichtigen Befunde der vorliegenden Untersuchung beziehen sich vor allem auf die Ausprägung der Zonulae occludentes im Alveolarepithel und Kapillarendothel. Aus vielen Untersuchungen geht hervor, daß im Bereich dieser Zellkontakte der Interzellularraum versiegelt, und damit der Transport durch diesen Raum behindert oder unterbrochen wird (Staehelin 1974). Das

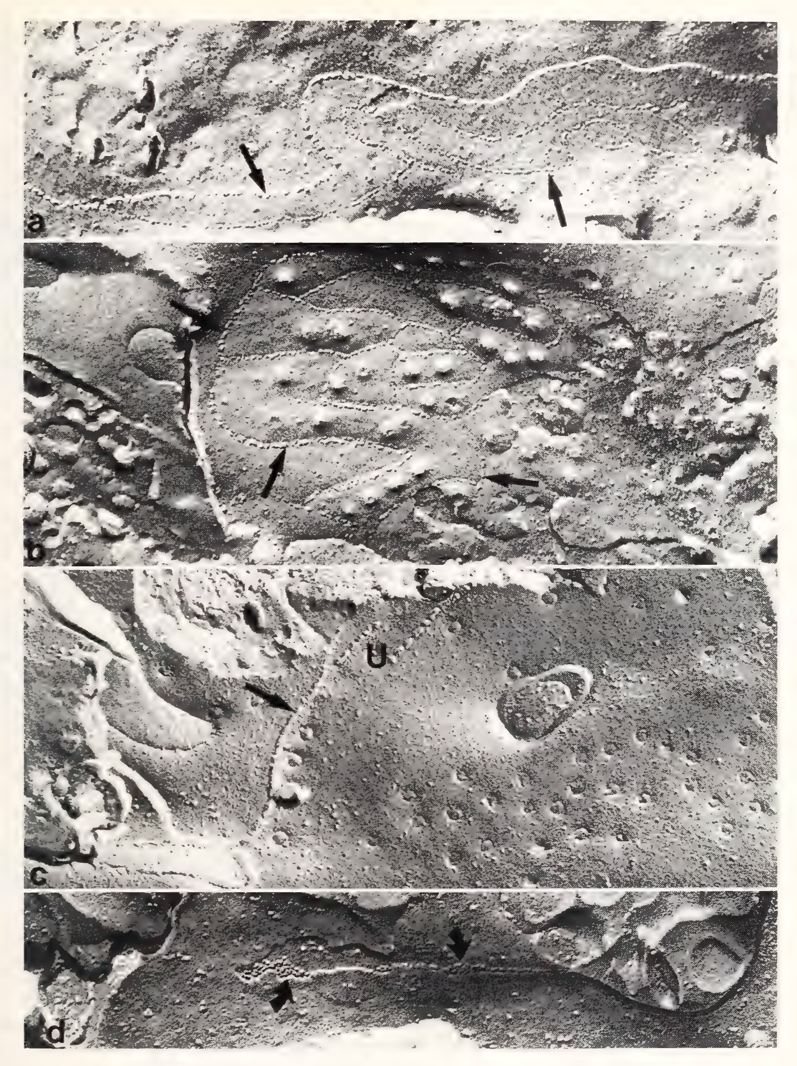


Abb. 4. Zonulae occludentes (Pfeile) im Kapillarendothel, a – c Krabbenfresserrobbe. Beachte auf (b) die Pinocytosebläschen im Bereich des Netzes der Zonula und auf (c) die Unterbrechung (U) im Leistensystem. Kleine Macula communicans an Zonula occludens (Pfeile) des Endothels der Weddellrobbe. a × 29 800, b u. c × 48 200, d × 60 500

Ausmaß der Behinderung dieses Transportes hängt in vielen Fällen von der Zahl der versiegelnden Leisten ab, die in der Junktion übereinander liegen (Claude and Goodenough 1973); demnach werden dichte Zonulae occludentes (viele Leisten, „tight" tight junctions) und durchlässige Zonulae occludentes (wenige Leisten, „leaky" tight junctions) unterschieden. Obwohl dieses Schema nicht unangefochten ist, kann es doch als allgemeine Richtschnur angewendet werden und gilt auch für die Blut/Luftschranke der Säugetiere, in der die Zonula occludens des Epithels ausgedehnter ist als die des Endothels (Schneeberger und Karnovsky 1971; Inoue et al. 1976). Demnach liegt die Hauptbarriere für einen Flüssigkeitsdurchtritt im Bereich des Epithels. Obwohl experimentelle Untersuchungen an Robben bisher fehlen, dürfen diese allgemeinen Angaben auch auf diese Tiergruppe

übertragen werden, da die Morphologie ihrer Zonulae occludentes in der Blut/Luftschranke mit der der bisher untersuchten Säuger z. B. Ratte (SCHNEEBERGER und KARNOVSKY 1971), Hund (INOUE et al. 1976), Mensch (BARTELS 1979; YONEDA 1982) im wesentlichen übereinstimmt. Beim Hund fanden INOUE et al. (1976) beispielsweise in der Zonula occludens des Alveolarepithels 2–10, im Endothel 1–4 versiegelnde Leisten. Beim Menschen wurden im Epithel durchschnittlich 4–7 Leisten gezählt, im Endothel je nach Lungenregion durchschnittlich 2,8–4,9 – letztere Zahl nur im unteren Bereich der Lunge (YONEDA 1982). Die in der vorliegenden Arbeit ermittelten Zahlen fallen in den gleichen Bereich. Auch die Feinstruktur der Vernetzung der Leisten im Epithel (häufigere Anastomosierungen zwischen den längsverlaufenden Strängen) und im Endothel (seltenere Anastomosenbildung) ähnelt sich bei den Robben einerseits und den terrestrischen Mammaliern andererseits. Abb. 5 zeigt eine Korrelation des gewohnten Schnittbildes der Zonulae occludentes in der Blut/Luftschranke von Robben (WELSCH und DRESCHER 1982) mit dem Gefrierbruchbild.

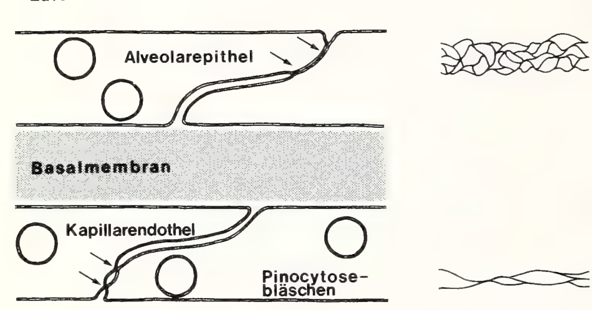


Abb. 5. Zeichnerische Darstellung des Bildes der Zonulae occludentes der Blut/Luftschranke der Robben im Schnittpräparat (links Pfeile) und Gefrierbruchpräparat (rechts)

Aufgrund der ermittelten und oben diskutierten Befunde darf davon ausgegangen werden, daß es in der Robbenlunge während des Tauchens trotz des hohen auf das Tier einwirkenden Wasserdrucks zu keiner Flüssigkeitsverschiebung aus dem Blutraum in den Alveolarraum kommt. Ob es während des Tauchens unter Umständen zu vermehrtem Flüssigkeitsstrom aus dem Blutraum durch die wahrscheinlich durchlässigen Zonulae occludentes des Kapillarendothels ins Interstitium kommt, kann vorläufig nicht entschieden werden. Für diese Annahme könnten die zahlreichen weitlumigen Lymphkapillaren im Bindegewebe der Septen zwischen den Lungenläppchen sprechen (WELSCH und DRESCHER 1982). Insgesamt scheinen aber an die Blut/Luftschranke der untersuchten Robbenarten keine speziellen Anforderungen heranzutreten, die morphologische Veränderungen im Ultrastrukturbereich erforderlich machen. Daß solche Veränderungen möglich sind, zeigen z. B. die Wasserschildkröten (BARTELS und WELSCH 1983).

Das Surfactant-produzierende Zellsystem, die Pneumonozyten II, der Robbenlungen ist vermutlich besonders gut ausgebildet (WELSCH und DRESCHER 1982). Dieser Zelltyp tritt häufig auf und enthält viele und oft große Lamellenkörper, was auch die vorliegende Untersuchung bestätigt. Die Feinstruktur dieser Körper ist durch dichtgelagerte Lipidlamellen gekennzeichnet. Sie sind bei *Leptonychotes* und *Lobodon* glatt. Die im geätzten Präparat beobachteten weichkonturierten, welligen Erhebungen auf den Lamellen sind möglicherweise Artefakte, die durch übermäßige Kühlung und dadurch hervorgerufene Veränderung der Phospholipidmoleküle bedingt sind (SCHULZ et al. 1980). Scharf begrenzte Rippen, wie sie von SMITH et al. (1972) in den Pneumonozyten II der Ratte beschrieben wurden, ließen sich bei den Robben niemals beobachten. Die Glätte der Lamellen dieser Tiere spricht dafür, daß sie keine Proteinbeimengungen enthalten. Der in

den Alveolen häufig freigelegte Oberflächenlipidfilm ist glatt und enthält keine Membranpartikel, die als Proteinkomponente gedeutet werden könnten. In Übereinstimmung mit MANABE (1979) lassen sich die flachen Furchen in diesem Film als angebrochene Anteile des tubulären Myelins deuten. Die Zahl dieser Furchen ist bei den Robben im Vergleich mit der gut untersuchten Ratte (MANABE 1979) gering.

Die oben erwähnte reiche Ausstattung der Robbenlungen mit viel Surfactant-produzierenden Zellen könnte eine Anpassung an die Notwendigkeit der raschen und leichten Entfaltung der Alveolen nach Beendigung des Tauchens sein; vor dem Tauchen wird nach den Untersuchungen KOOYMANS (1981 c) die Luft aus der Lunge weitgehend herausgepreßt.

Danksagung

Herrn Dr. W. BUCHHEIM, Institut für Chemie und Physik der Bundesanstalt für Milchforschung in Kiel danke ich für seine Hilfe bei der Herstellung der Gefrierbruchpräparate.

Zusammenfassung

In der Blut/Luftschranke der Lunge der antarktischen Robben, *Lobodon carcinophagus* und *Leptonychotes weddelli,* wurden mit Hilfe der Gefrierbruchmethode die funktionell wichtigen Zonulae occludentes untersucht. Im Alveolarepithel bestehen sie aus 3–6 versiegelnden Leisten, die durch zahlreiche Anastomosen miteinander verbunden sind, so daß eine netzartige Strukturierung dieser Kontaktzone entsteht. Die Endothelzellen des Kapillarendothels sind durch eine viel einfacher strukturierte Zonula occludens verbunden, die aus 1–4 Leisten besteht. Die Morphologie dieser Zellkontakte stimmt bei den untersuchten tauchenden marinen Säugetieren grundsätzlich mit der der entsprechenden Kontaktstrukturen bei terrestrischen Säugern überein. Es ist daher zu vermuten, daß auch in den Alveolen der Robbenlunge die wesentliche Barriere gegen Flüssigkeitsverschiebungen im Bereich des Alveolarepithels liegt. Der zeitweise auf den Tieren lastende große hydrostatische Druck wirkt sich offenbar nicht auf die Struktur der Zellkontakte der Blut/Luftschranke aus. Die Pneumonocyten II sind durch zahlreiche größere Lamellenkörper gekennzeichnet, deren glatte Einzellamellen übereinander geschichtet sind. Die mögliche Bedeutung dieser Befunde wird vergleichend diskutiert.

Literatur

BARTELS, H. (1979): The air-blood barrier in the human lung. A freezefracture study. Cell Tissue Res. **198**, 269–285.

BARTELS, H.; WELSCH, U. (1983): Freeze-fracture study of the turtle lung 1. Intercellular junctions in the air-blood barrier of *Pseudemys scripta.* Cell Tissue Res. **231**, 157–172.

BELANGER, L. F. (1940): A study of the histological structure of the respiratory portion of the lungs of aquatic mammals. Am. J. Anat. **67**, 437–461.

BOSHIER, D. P. (1974). Structural features in the lung of the Weddell seal, *Leptonychotes weddelli,* which facilitate deep diving, a light and electron microscope study. J. Anat. **118**, 400.

BOSHIER, D. P.; HILL, P. M. (1974): Structural aspects of ventilation and diffusion in the Weddell seal *(Leptonychotes weddelli).* In: Functional anatomy of marine mammals. Ed by R. J. HARRISON. London: Academic Press. Vol. **2**, 197–229.

BOYD, R. B. (1973): A gross and microscopic study of the respiratory anatomy of the Antarctic Weddell seal, *Leptonychotes weddelli.* J. Morphol. **147**, 306–336.

BRANTON, D.; BULLIVANT, S.; GILULA, N.; KARNOVSKY, M.; MOOR, H.; MÜHLETHALER, K.; NORTHCOTE, D.; PACKER, L.; SATIR, B.; SATIR, P.; SPETH, V.; STAEHELIN, L.; STEERE, R.; WEINSTEIN, R. (1975): Freeze-etching nomenclature. Science **190**, 54–56.

CLAUDE, P.; GOODENOUGH, D. A. (1973): Fracture faces of zonulae occludentes from "tight" and "leaky" epithelia. J. Cell Biol. **58**, 390–400.

CLEMENTI, F. (1970): Effect of horseradish peroxidase on mice lung capillaries permeability. J. Histochem. Cytochem. **18**, 887–892.

HARRISON, R. J.; TOMLINSON, J. D. W. (1963): Anatomical and physiological adaptions in diving mammals. In: Viewpoints in biology. London: Butterworth. Vol. **2**, 115–162.

HEPBURN, D. (1915): Observations on the anatomy of the Weddell Seal *(Leptonychotes weddelli)* part 3. The respiratory system and the mechanism of respiration. R. Soc. Edinb. Trans. **48**, 321–332.

INOUE, S.; MICHEL, R. P.; HOGG, J. C. (1976): Zonulae occludentes in alveolar epithelium and capillary endothelium of dog lungs studied with the freeze-fracture technique. J. Ultrastruct. Res. **56**, 215–225.

KOOYMAN, G. L. (1973): Respiratory adaptations in marine mammals. Am. Zool. **13**, 457–468.

— (1981 a): Crabeater seal, *Lobodon carcinophagus.* In: Handbook of marine mammals. Ed. by S. H.

Ridgway, R. J. Harrison, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco: Academic Press. Vol. **2**, Seals, 221–235.
— (1981 b): Weddell seal, *Leptonychotes weddelli.* In: Handbook of marine mammals. Ed. by S. H. Ridgway, R. J. Harrison, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco: Academic Press. Vol. **2**, Seals 275–296.
— (1981 c): Weddell Seal, consummate diver. Cambridge: Cambridge Univ. Press.
Lacoste, A.; Baudrimont, A. (1933): Dispositifs d'adaptation fonctionelle à la plongée dans l'appareil respiratoire du marsouin *(Phoca communis,* Less.). Arch. Anat. Hist. Embryol. **17**, 1–148.
Manabe, T. (1979): Freeze-fracture study of alveolar lining layer in adult rat lungs. J. Ultrastruct. Res. **69**, 86–97.
Schneeberger, E. E.; Karnovsky, M. J. (1971): The influence of intravascular fluid volume on the permeability of newborn and adult mouse lungs to ultrastructural protein tracers. J. Cell Biol. **49**, 319–334.
Scholander, P. F. (1963): The master switch of life. Scientific American **209**, 92–106.
Schulz, W. W.; McAnalley, W. H.; Reynolds, R. C. (1980): Freeze-fracture study of pulmonary lamellar body membranes in solid cristal phase. J. Ultrastruct. Res. **71**, 37–48.
Simpson, J. G.; Gardner, M. B. (1972): Comparative microscopic anatomy of selected mammals. In: Mammals of the sea, biology and medicine. Ed. by S. H. Ridgway, Springfield: Charles C. Thomas. 298–418.
Smith, D. S.; Smith, U; Ryan, J. W. (1972): Freeze-fractured lamellar body membranes of the rat lung great alveolar cell. Tissue & Cell **4**, 457–468.
Staehelin, A. L. (1974): Structure and function of intercellular junctions. Int. Rev. Cytol. **39**, 191–283.
Welsch, U.; Drescher, H. E. (1982): Light- and electron microscopical observations on the terminal airways and the alveolar parenchyma of the antarctic seals *Lobodon carcinophagus* and *Leptonychotes weddelli.* Polar Biol. **1**, 105–114.
Yoneda, K. (1982): Regional differences in the intercellular junctions of the alveolar-capillary membrane in the human lung. Am. Rev. Respir. Dis. **126**, 893–897.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Ulrich Welsch, Anatomische Anstalt der Universität München, Pettenkoferstr. 11, D-8000 München 2

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

A Leopard-skin and -skull (*Panthera pardus* L.) from Kangean Island, Indonesia

By B. E. van Helvoort, H. H. de Iongh and P. J. H. van Bree

Receipt of Ms. 28. 1. 1985

The distribution of the Leopard (*Panthera pardus* L.) includes, in the Malaysian Subregion, peninsular Malaya and Java (Medway 1978). Hartert (1902) reports that "spotted tigers" are not rare on Kangean Island, situated about 150 km east of Madura. Pocock (1930) mentions the Leopard as occurring on Kangean; this is probably based on a part of a tail secured by G. C. Shortridge in 1908. Several other authors list the Leopard amongst the mammals of Kangean (Chasen 1940; Carter et al. 1946; Delsman 1951), probably all referring to Pocock's record. Despite later expeditions to collect harder evidence (West et al. 1980; Beudels et al. 1981; Iongh et al. 1982) only in January 1984 a skin and a (heavily damaged) skull were secured from Kangean (Helvoort 1984).

The specimen was originally reported by a local village head to have a fresh length of

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5003-0182 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 182–184

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7



Provisionally stuffed skin of the "Kangean-panther" (*Panthera pardus* L.) from Kangean Island, Indonesia

185 cm. However, the provisionally stuffed skin we found upon arrival, measured 177 cm over the curves (including the tail of 69 cm). This is definitely smaller compared to the measurements given by MEDWAY (1978): 215 cm for the male and 185 cm for the female. The colour pattern seems to fall within the range of variation of the Javanese Leopard *(Panthera pardus melas).* The skin and skull are in the collection of the Zoological Museum of Bogor. Both this Museum and the Van Tienhoven Foundation for International Nature Protection, Amsterdam, have an extensive set of colour slides and prints. Further study of this skin and skull is needed for final identification of its subspecific status.

The skull was damaged in the killing and mounting-process, and measurements could not (yet) be taken. The skin is complete and in a good condition.

Mainly based on pugmarks and a single tibia, IONGH et al. (1982) concluded that the "Kangean-panther" may be somewhat smaller as its mainland counterpart. DELSMAN (1951) also states this feature explicitly, but does not mention his evidence. The above reported dimensions of the present specimen seem to fully confirm these remarks.

There are indications that a viable population survives on Kangean. Conditions are not unfavourable: prey is abundant (Macaques, Deer), as is shelter (forest, caves). Still, extra protection and attention is needed. The authors received unconfirmed reports that 2 pups were captured and died in July and September 1984. Moreover, still little is known about the "Kangean-panther".

The origin of the Leopard on Kangean is unknown. Although Kangean is part of the Sunda-shelf, introduction as hunting prey seems the most plausible explanation at the moment.

The Leopard is recorded as "vulnerable" in the IUCN Red Data Book, and is fully protected under the present Indonesian Laws.

References

BEUDELS, R. C.; LIMAN, P. D.; ROBINSON, A. H.; SUPRIADI, D. (1981): Field survey to the Kangean Islands. Denpasar, Bali: FAO/PPA Report.

CARTER, T. A.; HILL, J. E.; TAHI, G. H. H. (1946): Mammals of the Pacific World. New York: MacMillan Co.

CHASEN, F. N. (1940): A Handlist of Malaysian Mammals. Bull. of Raffles Museum **15**, 1–209.

DELSMAN, H. C. (1951): Dierenleven in Indonesië. The Hague: NV Uitgeverij W. van Hoeve.

HARTERT, E. (1902): The Birds of the Kangean Islands. Nov. Zool. **9**, 419–442.

HELVOORT, B. E. VAN (1984): Kangean revisited. Amsterdam: Van Tienhoven Foundation Report.

Iongh, H. H.; Atmosoedirdjo, S.; Helvoort, B. E. van; Sutopo, H. (1982): An ecological survey of the Kangean Archipelago. Bogor/Amsterdam: PPA/VTF Report.
Medway, L. (1978): The wild mammals of Malaya and Singapore. Kuala Lumpur: Oxford Univ. Press.
Pocock, R. I. (1930): The Panthers and Ounces of Asia. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **34**, 64–82, 307–336.
West, J.; Koentjoro; Hariyanto, S.; Soekarno, N.; Soetarsono; Sutopo, H.; Ariep, H. (1980): Studi Macan Tutul dan burung Gosong di Kepulauan Kangean, Jawa Timur. Bogor: PHPA Report.

Authors' addresses: Ir. B. E. van Helvoort, c/o Beneden Beekloop 48, NL-5662 HM Geldrop; Ir. H. H. de Iongh, Aasterbergstaat 31, NL-6845 GX Arnhem; Dr. P. J. H. van Bree, Instituut voor Taxonomische Zoölogie, Plantage Kerklaan 36, NL-1018 CZ Amsterdam, The Netherlands

BEKANNTMACHUNG

Die Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur teilt mit:

The following Opinions have been published by the International Commission on Zoological Nomenclature in the Bulletin of Zoological Nomenclature, vol. 42, part 1, on 2 April 1985:

Opinion No.
1289 (p. 19) *Mesoplodon* Gervais, 1850 (Mammalia, Cetacea): conserved.
1291 (p. 24) *Antilope zebra* Gray, 1838 (Mammalia): conserved.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band mit insgesamt 384 Seiten. Der Abonnementspreis beträgt je Band 270,– DM zuzüglich Porto. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 50,– DM. Die Preise verstehen sich im Inland incl. Mehrwertsteuer. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 50 (1985) 3, 129–184
InterCode: ZSAEA 7 50 (3), 129–184 (1985)

Mit zwei Beilagen des Verlages Paul Parey

Vol. 50 (4), 185–248, September 1985 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde

Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1985 Paul Parey. Verlag: Paul Parey, Hamburg und Berlin. Anschriften: Spitalerstr. 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstr. 44–47, D-1000 Berlin 61. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., D-2240 Heide/Holst.

An die Leser der Zeitschrift für Säugetierkunde

Aufgrund der Entwicklung der Weltwirtschaft seit Anfang der 80er Jahre wurden die Anschaffungsetats der wissenschaftlichen Bibliotheken international teilweise mehrfach drastisch verringert. Ein Ende dieses Trends ist gegenwärtig nicht erkennbar – erst recht nicht eine Umkehr. Die Bibliotheken müssen, der Not gehorchend, mit einer wesentlichen Reduzierung der Zahl der abonnierten Zeitschriften reagieren. Damit sinkt auch die Verkaufsauflage der einzelnen Zeitschriften, die von Abbestellungen betroffen sind. Bei sinkender Verkaufsauflage steigen die Einzelstückkosten der Zeitschrift und damit die Preise – weitere Abbestellungen und damit der wirtschaftliche Zusammenbruch der Zeitschrift können die Folge sein.

Der einzelne Leser hat diese Situation bisher kaum erkannt, da er in vielen Fällen schon heute nicht die Original-Zeitschrift benutzt, sondern von seiner Bibliothek anstelle des Original-Exemplars Xerokopien erhält.

Man muß sich aber bewußt machen, daß die wissenschaftliche Forschungszeitschrift als das zentrale Medium für Befund-Dokumentation und internationalen Informationsaustausch weder heute noch in absehbarer Zukunft durch andere Medien ersetzbar ist. Weder Mikrofilm-Archive noch elektronische Non-Print-Medien sind eine Alternative.

Wenn Sie unserer Argumentation soweit gefolgt sind, werden Sie uns zustimmen, daß auch die ökonomischen Voraussetzungen für ein Überleben der wissenschaftlichen Forschungszeitschriften geschaffen werden müssen. Dies läßt sich am einfachsten erreichen, wenn – wie erläutert – verhindert wird, daß Zeitschriften durch Bibliotheken abbestellt werden.

Unser heutiger Aufruf an Sie ganz persönlich geht dahin, daß Sie möglichst bald mit Ihrem Bibliothekar sprechen und ihm deutlich machen, daß die schnelle Verfügbarkeit der Zeitschrift innerhalb Ihrer Bibliothek für die Effektivität Ihrer Forschungsarbeit sowie für die Ausbildung des wissenschaftlichen Nachwuchses von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Wir hoffen auf einen Erfolg unserer gemeinsamen Bemühungen.

Die Herausgeber — Verlag Paul Parey

To the Readers of the International Journal of Mammalian Biology

Due to the development of international economy since the early eighties, the acquisition budgets of scientific libraries all over the world often were drastically reduced. At present there is no end of this tendency in sight – a change for the better even less. The libraries are compelled to answer with a substantial reduction of their journal subscriptions. As a result also the edition-runs of individual journals affected by cancellations decrase. By decreasing edition-runs, the cost per copy increases and consequently the retail price – more cancellations and finally the economic failure will follow.

The individual reader has not yet recognized the situation, because in many cases, he does not use the original journal but gets a photostat of the original copy from the library.

We have to realize, however, that the scientific research journal as the central medium for documentation of research results and international exchange of information cannot be replaced today or in the near future by any other medium. Neither micro-film archives nor electronic non-print media are alternatives.

If you have followed our line of reasoning thus far, you have to agree that in order for scientific research journals to survive, economic basic requirements must be organized. The easiest way would be, as we have explained, when libraries can be prevented from cancelling their subscriptions.

Our appeal today to you personally is to the effect that you go to your librarian as soon as possible and explain to him or her that the availability of the journal at your library is essential for the efficacy of your research work.

We do hope that our joint efforts will be successful.

THE EDITORS VERLAG PAUL PAREY

Unexpected findings on the taxonomic status of East Mediterranean *Crocidura russula* auct. (Mammalia, Insectivora)

By F. CATZEFLIS, T. MADDALENA, S. HELLWING and P. VOGEL

Institut de Zoologie et d'Ecologie Animale, Université de Lausanne, Switzerland and Department of Zoology, Tel-Aviv University, Israel

Receipt of Ms. 8. 2. 1985

Abstract

With an approach, based on chromosomal, biochemical and morphological analyses, we show that the animals which are classically attributed to *C. r. gueldenstaedti* and/or to *C. r. monacha* belong in fact to the taxon *C. suaveolens.* The oriental forms, formerly seen as *C. russula,* are of the same karyotype as *C. suaveolens* and are biochemically close to *C. suaveolens* in Central Europe. The origin of the taxonomical confusion might stem from the large morphological variation in and between populations of *C. suaveolens* in the Near East.

Based on our results *C. russula monacha* Thomas, 1906 belongs to the polymorphic species *C. suaveolens* Pallas, 1811 and we propose to consider *C. (russula) gueldenstaedti* Pallas, 1811 as "incertae sedis".

Introduction

The survey of the literature dealing with the faunistics of the white-toothed shrews *Crocidura* in Europe and in the Near-East reveals that the mainland-inhabiting populations of shrews attributed to *C. russula* present a discontinuous-type distribution.

In fact, two geographical groups of populations are known. On the one hand, populations are abundant and well distributed from the Iberian Peninsula to Central Europe. The eastern border of this area is approximately situated along a line joining the cities of Groningen–Bremen–Dresden–Munich–Vaduz–Martigny–Nice (GENOUD and HUTTERER in prep.; after the original papers of VON LEHMANN 1954; RICHTER 1963; KOCK 1974; ANONYMOUS 1978; HUTTERER 1981). These populations are referred to *C. russula* HERMANN 1780, type locality near Strasbourg, France.

On the other hand, *C. russula* has been recorded in the Near-East region and in the East Mediterranean in the following countries, and under three different names:

- *C. russula* in Turkey (OSBORN 1965; SIMSEK 1980), Lebanon and Israel (JENKINS 1976);
- *C. r. gueldenstaedti* in Turkey (VON LEHMANN 1965; SPITZENBERGER 1970; KUMERLOEVE 1975)
- *C. r. monacha* in Turkey (JENKINS 1976; ATALLAH 1977), Syria (ATALLAH 1977), Lebanon (HARRISON 1964; ATALLAH 1977) and Israel (HARRISON 1963; HELLWING 1971; ATALLAH 1977).

Moreover, in the Balkans' vicinity, very few animals have been recognized – after morphological examination only – as *C. russula,* among numerous white-toothed shrews of the species *C. suaveolens* and *C. leucodon* in Bulgaria (MARKOW 1957) and in Rumania (MURARIU and ANDREESCU 1982). More recently, samples of *Crocidura* caught in Southern Bulgaria have been analysed biochemically by CATALAN (1984) and morphologically by POITEVIN (1984): only two species were found: *C. leucodon* and *C. suaveolens,* syntopic in three out of six localities.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5004-0185 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 185–201

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

In addition, shrews of Creta und Cyprus, two Eastern Mediterranean islands, are also referred to *C.* cf. *russula: C. r. gueldenstaedti* on the former (CORBET 1978) and *C. r. cypria* on the latter (ELLERMAN and MORRISON-SCOTT 1966; CORBET 1978).

One should emphasize the lack of data concerning *C. russula* in Thrace (SPITZENBERGER 1970), Greece (ONDRIAS 1965, 1970), Yugoslavia (DULIC and TORTIC 1960) and in the whole of Austria (with the exception of an extreme Western locality: HERZIG and SPITZENBERGER 1977). Finally, the presence of *C. russula* has never been confirmed neither in the southern versant of the Alps nor in the Italian peninsula (MEYLAN and HAUSSER 1974; VON LEHMANN and HUTTERER 1981).

It should be pointed out that *C. russula* sensu stricto and *C. r. gueldenstaedti* – *C. r. monacha* are *allopatric,* and separated by a broad zone without any *russula*-like *Crocidura* as already mentioned by FELTEN et al. (1973).

This discontinuous distribution of *C. russula* is admitted by numerous authors, except RICHTER (1970) who puts forward a daring hypothesis concerning the taxonomy of the forms related to *C. russula.*For RICHTER, *C. russula* HERMANN, 1780 is in fact a superspecies, which includes three groups of subspecies: the subspecific group *C. r. russula,* whose geographic repartition is approximately the same as that presented above for the Western European populations of *C. russula;* the subspecific group *C. r. gueldenstaedti* which is a collection of populations inhabiting Turkey, the Near-East countries and the islands of Crete, Cyprus and Corsica; and finally, the third group would be *C. r. suaveolens,* whose very broad repartition comprises the Balkans countries, Thrace and its vicinity, the peninsular Italy and Central Europe up to and including the Iberian Peninsula.

RICHTER's hypothesis has been criticized by several authors who have invoked the following arguments:

- in Western Europe, "there is usually no difficulty in distinguishing *suaveolens* from the subspecies that RICHTER places in the *russula* subspecific group, so *C. suaveolens* should be treated as a separate species" (JENKINS 1976); moreover, *C. russula* and *C. suaveolens* are *sympatric* in countries like France and Spain and their chromosomal complements are quite different (MEYLAN and HAUSSER 1974; SLIVKA 1977);
- by means of the electrophoresis of homologous proteins, the genetic distances calculated between several central European samples of the species *C. russula, C. suaveolens* and *C. leucodon,* have shown values as high as those observed between morphologically and cytologically well differentiated species; these results exclude the hypothesis of an intraspecific cluster *C. russula* – *C. suaveolens* versus *C. leucodon* (CATZEFLIS, 1983a).

Nevertheless, a doubt remains about the forms *C. r. gueldenstaedti* and/or *C. r. monacha* since many authors point out the existence of two sympatric forms in the East Mediterranean, besides the bicolored *Crocidura* of the group *C. leucodon-lasia:* (i) a small white-toothed shrew exactly alike the *C. suaveolens* of Western Europe and (ii) a larger shrew very similar to the *C. russula* of Western Europe (SPITZENBERGER 1970; FELTEN et al. 1973; JENKINS 1976; ATALLAH 1977; SIMSEK 1980). Let us recall here that two names have been proposed for the second morphotype: *C. r. gueldenstaedti,* a name derived from *C. gueldenstaedti* Pallas, 1811, whose specific status has been supported by VINOGRADOV (1958), GUREEV (1971) and KOCK (1974), and *C. r. monacha,* described from the North-East of Turkey by THOMAS in 1906.

Analytical methods additional to comparative morphology are necessary to tackle the problematics of taxonomy, e.g. of the forms referred to *C. russula.* For example, CATALAN and POITEVIN (1981) were able to clarify the systematic position of the *Crocidura* of Corsica by using a biochemical method. Consequently, we have combined cytotaxonomical and biochemical approaches, allied with a series of hybridization experiments, whilst adding to our data some morphological considerations.

In this paper, we try to demonstrate that *C. r. gueldenstaedti, C. r. monacha* (and probably *C. lasia-lasiura* of Lesbos) are in fact taxonomic units belonging to the species *C.*

suaveolens. Actually *C. suaveolens* is a polymorphic taxon by its morphological and biochemical characters, but has an unchanging karyotype throughout its European and East Mediterranean repartition.

Material and methods

Origin of the animals

Most of the animals analysed here have been caught alive with Longworth traps (Longworth, Abingdon, U. K.). The shrews of Israel come from the Rami Lewi shrew breeding colony kept at the Research Zoo of the Tel-Aviv University, whose founder animals have been caught in the vicinity of Tel-Aviv (Hellwing 1971, 1973).

The white-toothed shrews listed in table 1 can be divided into two sets: on the one hand, several reference samples of the species *C. russula, C. suaveolens* and *C. leucodon* originating from Western Europe. The systematics of these three taxonomic units is evident and well accepted by all, as far as Western Europe is concerned. On the other hand, a set of samples from the East Mediterranean region, the taxonomy of which is debated. The populations of this second group have been discreetly

Table 1

Geographic origin and sample sizes of the *Crocidura* populations

Type of analysis: M = morphological; B = biochemical; C = chromosomal

		Number of animals	Analysis
	Reference populations		
C. russula			
Cru-1	Morges, Switzerland	26	MBC
Cru-2	Roscoff, France	8	BC
Cru-3	Unhais da Serra, Portugal	12	MBC
Cru-4	Azrou and Oukaimeden, Morocco	7	MBC
C. suaveolens			
Csu-1	Fivizzano, Italy	7	MBC
Csu-2	Mendrisio, Switzerland	7	MBC
Csu-3	Koper (Potok), Yugoslavy	3	BC
Csu-4	Izsak (Fülophasa), Hungary	3	BC
Csu-5	Thessaloniki, Greece	5	MBC
C. leucodon			
Cle-1	Chalais (Réchy), Switzerland	5	MBC
Cle-2	Serramazzoni, Italy	6	MBC
Cle-3	Bratislava, Czechoslovakia	3	B
	Populations previously referred to *C. r. gueldenstaedti, C. r. monacha* and *C. (r.) cypria*		
Csu-6	Izmir, Turkey	7	M C
Csu-7	Kavak (Cakalli), Turkey	7	M C
Csu-8	Maçka (Scalita), Turkey	11	M C
Csu-9	Rize, Turkey	11	M C
Csu-10	Tel-Aviv, Israel	6	MBC
Csu-11	Laxla, Cyprus	5	BC
Csu-12	Troodhos (Prodhromos), Cyprus	13	MBC
Csu-13	Samos: Pagondhas (Ormos Marathokampou) and Neon Karlovasi, Greece	11	M C
Csu-14	Lesbos: Mytilini (Panagiouda) and Ayiassos (Achiaderi), Greece	18	M C
	Turkish populations of the *C. leucodon-lasia* group		
Cle-4	Maçka (Scalita), Turkey	7	M C
Cle-5	Rize, Turkey	11	M C

chosen according to the literature's data and concern some doubtful taxa. Thus, the animals of Cyprus represent the so-called *C. r. cypria* (Bate 1903; Corbet 1978) or *C. cypria* (Spitzenberger 1978) or still *C. r. gueldenstaedti* (Richter 1970); white-toothed shrews of Samos island are known by the name *C. (r.) gueldenstaedti* (Richter 1966); the animals of Scalita (North East Turkey) have been caught in the type locality of *C. r. monacha* Thomas, 1906 and the other Turkish samples represent what have been called *C. r. gueldenstaedti* (Spitzenberger 1970; Kumerloeve 1975) or *C. r. monacha* (Jenkins 1976; Atallah 1977); finally, the shrews of Tel-Aviv's breeding colony are known under the name *C. r. monacha* (Hellwing 1971, 1973; Zafriri and Hellwing 1973).

The geographic origin of our samples is described in table 1; all the localities can be found in the Time Atlas of the World (1968).

Chromosomal preparations

After the capture, the chromosomal preparation has been carried out in the field for most animals, following the squash method (Meylan 1967) or a modified spreading-procedure (after Baker et al. 1982). In Turkey, we had the possibility to examine at once the prepared karyotypes with a Wild M 11 microscope (Heerbrugg, Switzerland). This allowed us to compare immediately the different chromosomal sets with the encountered morphological types. Chromosomal preparations were stained with 4% Giemsa (Merck). A minimum number of ten metaphases per individual were analysed on a Wild M 20 microscope. The best kinesis have been photographed at a magnification of 200× to 400×. The diploid number of chromosomes (2N) and the Fundamental Number of arms (NF, including the sex chromosomes) were counted. Finally, the length of each chromosome arm has been expressed as the percentage of the whole length of the female diploid stock, and this for a least two different metaphases per animal (details of the procedure are to be found in Meylan and Hausser 1973 and Hausser 1976).

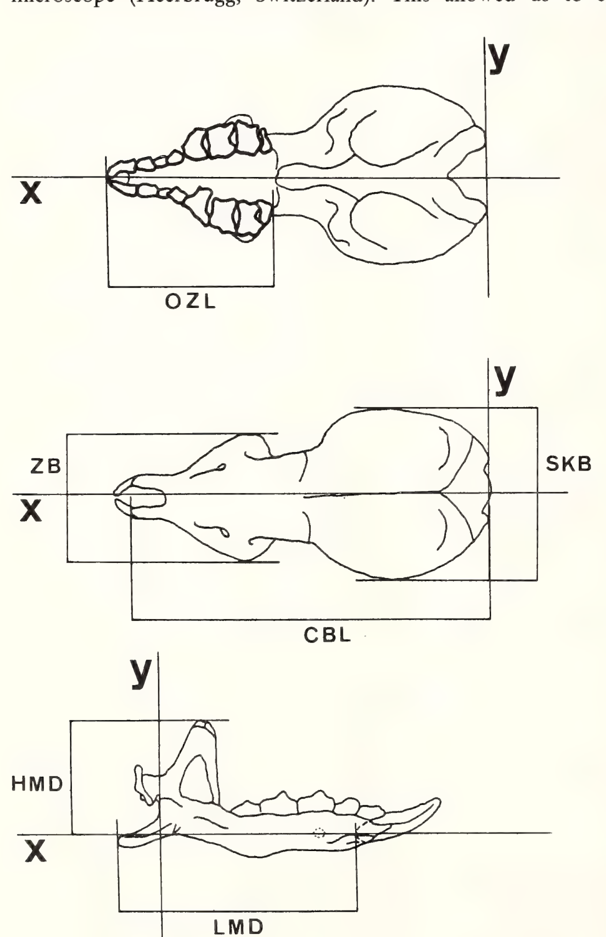


Fig. 1. Skull measurements: the skull and the mandible are positioned according to the XY axes. CBL = condylobasal length; ZB = maxillary width; OZL = upper toothrow length; SKB = braincase breadth; HMD = height of mandible at coronoid process; LMD = length of mandible

Morphometry

We carefully took the body and skull measurements in order to obtain reproductible data; with the exception of Cle-3, all the animals were weighted and measured (head and body length HB, tail length TL, hindfoot length HF) shortly after death, and in most cases by the same person.

The skull measurements (fig. 1) have been taken in the laboratory with a Nikon Measuroscope, and all the skulls and jaws have been brought into the same alignment thanks to a set of mirrors (description in Hausser and Jammot 1974). The measurements CBL (condylobasal length), ZB (maxillary width), OZL (length of upper toothrow) and SKB (braincase breadth) have

been taken according to VESMANIS (1976). The characters HMD (height of mandible at coronoid process) and LMD (length of mandible, excluding incisor) have been examined after alignment of the left mandible as presented in fig. 1.

Electrophoresis

Biochemical analysis has been done through the electrophoresis of homologous proteins encoded by 28 genetic loci, following the general methodology described by BREWER (1970) and SELANDER et al. (1971). The technical data (buffers, staining procedures) concerning our electrophoretic experiments are given in CATZEFLIS (1983a, b) and CATZEFLIS et al. (1982). The standard genetic distances presented here have been computed after NEI'S formula (1978) and are based on the between-populations comparisons of the allelic frequencies at the 28 loci listed in table 2.

Table 2

List of the proteins encoded by the 28 loci, of which the biochemical variations have been surveyed by starch gel electrophoresis

The name of each enzymatic system is preceeded by its EC number (Enzyme Classification: International Union of Biochemistry, 1979)

3.1.3.2.	Acid phosphatase: 1 locus
	Albumin: 1 locus
1.1.1.1.	Alcool dehydrogenase: 1 locus
2.6.1.1.	Aspartate aminotransferase: 2 loci
2.7.3.2.	Creatine kinase: 1 locus
3.1.1.1.	Esterases: 2 loci
4.2.1.2.	Fumarase: 1 locus
1.1.1.49.	Glucose-6-phosphate dehydrogenase: 1 locus
1.1.1.8.	α-Glycerophosphate dehydrogenase: 1 locus
	Hemoglobin (considered 1 locus)
2.7.1.1.	Hexokinase: 1 locus
1.1.1.47.	Hexose-6-phosphate dehydrogenase: 1 locus
1.15.1.1.	Indophenol oxydase: 2 loci
1.1.1.42.	Isocitrate dehydrogenase: 1 locus
1.1.1.27.	Lactate dehydrogenase: 2 loci
3.4.11.	Leucine aminopeptidase: 1 locus
1.1.1.37.	Malate dehydrogenase: 2 loci
1.1.1.40.	Malic enzyme: 1 locus
5.3.1.8.	Mannose-6-phosphate isomerase: 1 locus
2.7.5.1.	Phosphoglucomutase: 1 locus
1.1.1.44.	6-Phosphogluconate dehydrogenase: 1 locus
5.3.1.9.	Phosphoglucose isomerase: 1 locus
	Plasma protein: 1 locus

Hybridization experiments

Hybridization experiments were conducted between shrews of the karyotype 2N = 40, NF = 50 originating from three widely separated localities (Mendrisio, Lesbos and Tel-Aviv). The animals kept in captivity were marked individually and arranged by pairs in small cages (breeding conditions as described by GENOUD and VOGEL 1981).

Conservation of the specimens

All the specimens studied here have been preserved as skulls and skins, or as carcasses in alcohol and skulls, in the collection of the Institute of Zoology and Animal Ecology of the University of Lausanne; karyotypes fixed on slides and histological tissues (liver, kidney, heart) kept in a deep-freezer are deposited in this institution.

Results and discussions

Cytological evidence that *C. r. monacha* and *C. r. gueldenstaedti* are specifically different of *C. russula* Hermann, 1780

The main morphological measurements and the observed karyotypes of our samples, compared to a few well known standard populations, are presented in table 3.

A survey of this table puts forward the presence of only three karyotypes, corresponding to what has been described for *C. russula* (SCHMID 1968; MEYLAN and HAUSSER 1974), *C. leucodon* (MEYLAN 1966; SLIVKA 1977) and *C. suaveolens* (MEYLAN and HAUSSER 1974; RIMSA et al. 1978). For the bicolored white-toothed shrews of the group *C. leucodon-lasia* we observed in Turkey two very similar karyotypes, both with 28 chromosomes but with Fundamental Numbers 54 and 56 (CATZEFLIS, in prep.).

Table 3

Morphological (mean and standard-error) and chromosomal (2N and NF) characteristics of the reference populations and of the samples referred to *C. r. gueldenstaedti, C. r. monacha* and *C. (r.) cypria*

HB = head and body length; TL = tail length; HF = hindfoot length; CBL = condylobasal length; SKB = braincase breadth

	Locality	HB	TL	TL/HB	HF	CBL	SKB	Karyotype	Species
Cru-1	Morges	77.2 ± 4.3	41.7 ± 3.0	54.0 %	12.2 ± 0.5	19.46 ± 0.47	9.42 ± 0.26	2N = 42, NF = 60	*C. russula*
Cru-3	Unhais	73.8 ± 2.8	41.2 ± 2.6	55.8 %	11.6 ± 0.3	18.47 ± 0.39	9.03 ± 0.27	2N = 42, NF = 60	*C. russula*
Cru-4	Morocco	72.3 ± 5.8	39.8 ± 3.1	55.0 %	12.1 ± 0.9	18.63 ± 0.61	8.80 ± 0.23	2N = 42, NF = 60	*C. russula*
Csu-1	Fivizzano	65.6 ± 3.8	41.3 ± 1.7	62.9 %	10.9 ± 0.3	17.05 ± 0.32	8.20 ± 0.17	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Csu-2	Mendrisio	68.4 ± 1.7	36.5 ± 2.6	53.3 %	11.0 ± 0.3	16.75 ± 0.24	8.13 ± 0.17	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Csu-5	Thessaloniki	67.2 ± 6.2	37.6 ± 1.5	55.9 %	11.4 ± 0.4	17.09 ± 0.20	8.26 ± 0.07	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Cle-1	Chalais	75.5 ± 7.1	32.6 ± 2.6	43.2 %	11.9 ± 0.6	19.44 ± 0.30	9.27 ± 0.22	2N = 28, NF = 56	*C. leucodon*
Cle-2	Serramazzoni	78.3 ± 2.0	39.3 ± 2.9	50.1 %	11.8 ± 0.2	19.21 ± 0.41	9.10 ± 0.19	2N = 28, NF = 56	*C. leucodon*
					Other populations				Interpretation
Csu-6	Izmir	75.6 ± 1.8	45.2 ± 1.7	59.8 %	12.5 ± 0.4	18.03 ± 0.31	8.53 ± 0.12	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Csu-7	Cakalli	77.2 ± 2.6	48.4 ± 1.7	62.7 %	13.0 ± 0.4	18.63 ± 0.28	8.92 ± 0.18	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Csu-8	Scalita	75.4 ± 5.7	47.3 ± 4.0	62.7 %	13.0 ± 0.8	18.23 ± 0.80	8.80 ± 0.31	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Csu-9	Rize	76.3 ± 4.1	51.3 ± 1.8	67.3 %	13.2 ± 0.4	18.48 ± 0.49	9.03 ± 0.18	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Csu-10	Tel-Aviv	72.9 ± 3.0	45.5 ± 2.7	62.4 %	11.6 ± 0.6	17.86 ± 0.60	8.60 ± 0.17	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Csu-12	Troodhos	76.4 ± 2.4	47.6 ± 2.8	62.3 %	12.2 ± 0.4	18.40 ± 0.49	8.81 ± 0.21	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Csu-13	Samos	74.5 ± 2.7	44.3 ± 1.5	59.4 %	11.4 ± 0.4	17.88 ± 0.41	8.75 ± 0.20	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Csu-14	Lesbos	71.2 ± 4.2	43.8 ± 1.8	61.5 %	11.6 ± 0.5	17.83 ± 0.47	8.54 ± 0.25	2N = 40, NF = 50	*C. suaveolens*
Cle-4	Scalita	85.0 ± 2.9	44.5 ± 1.9	52.3 %	13.5 ± 0.5	19.92 ± 0.97	9.25 ± 0.34	2N = 28, NF = 54–56	group *leucodon-lasia*
Cle-5	Rize	85.6 ± 3.0	45.8 ± 1.3	53.5 %	13.4 ± 0.4	20.01 ± 0.44	9.31 ± 0.17	2N = 28, NF = 54–56	

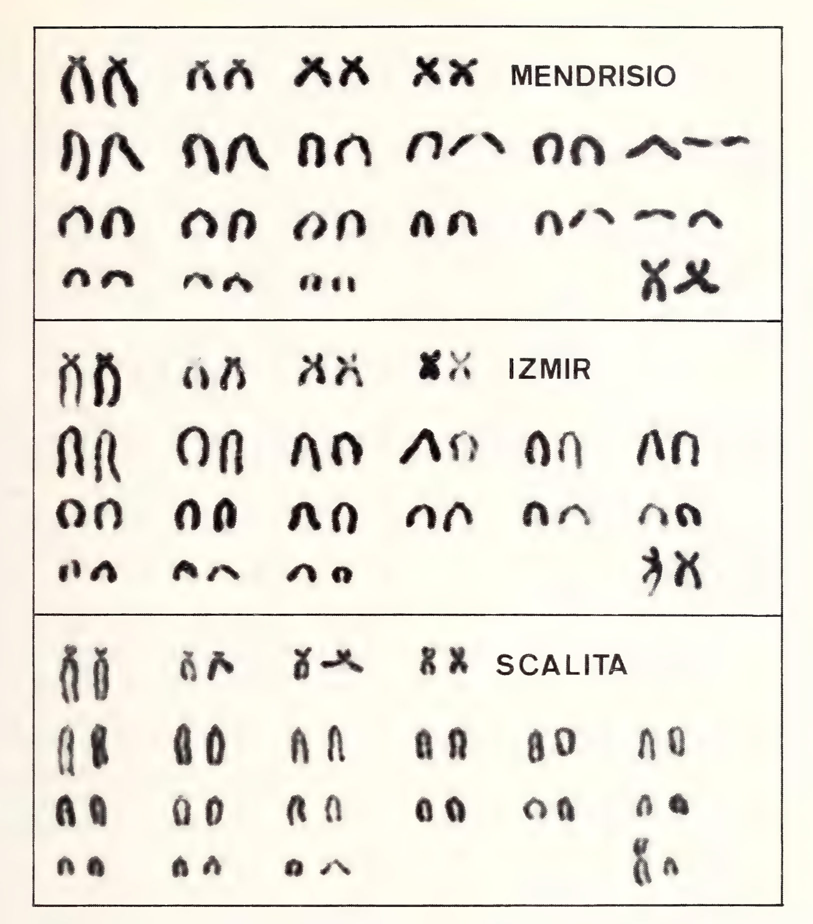


Fig. 2. Karyotypes of some shrews referred here to *C. suaveolens.* Chromosomes are ordered by decreasing length in metacentrics (pairs 1 to 4), acrocentrics (pairs 5 to 19) and heterochromosomes (pair 20). The chromosomal formula is 2N = 40, NF = 50 (female, including the sex chromosomes). Mendrisio: female no. X 859 of Mendrisio, Switzerland; Izmir: female no. X 1297 of Izmir, Turkey; Scalita: male no. X 1321 of Maçka (Scalita), Turkey (type-locality of *C. r. monacha*)

In Turkey, where we have especially looked for as many different types of genus *Crocidura* as possible, only two chromosomal sets were found: the first one is similar with that of *C. suaveolens* and the other agrees with that of *C. leucodon.* As shown in fig. 2 and fig. 3, the white-toothed shrews of Samos, Lesbos and Tel-Aviv have the same karyotype 2N = 40, NF = 50.

Cytological and biochemical evidence that the shrews called *C. r. monacha* and *C. r. gueldenstaedti* are in fact representatives of *C. suaveolens*

In a second step, we arranged the chromosomes of the karyotypes 2N = 40 and NF = 50 in their decreasing length and we compared the relative length of each chromosomal arm, expressed as the percent of the whole length of the female diploid stock. Fig. 4 illustrates the relative lengths (mean and standard-error) of the presumed homologous arms of three *C. suaveolens* from Italy (Fivizzano) and Switzerland (Mendrisio) compared to three individuals from Tel-Aviv and to a pool of ten animals from the turkish samples of Izmir,

Table 4

Matrix of the standard genetic distances calculated between 15 populations analysed by electrophoresis

		Cru-2	Cru-3	Cru-4	Csu-1	Csu-2	Csu-3	Csu-4	Csu-5	Csu-10	Csu-11	Csu-12	Cle-1	Cle-2	Cle-3
Morges	Cru-1	.051	.058	.025	.531	.548	.520	.523	.632	.492	.545	.544	.475	.483	.478
Roscoff	Cru-2		.059	.039	.477	.491	.467	.475	.576	.514	.522	.535	.544	.514	.544
Unhais da Serra	Cru-3			.010	.508	.525	.497	.504	.599	.537	.469	.505	.551	.499	.546
Azrou	Cru-4				.512	.522	.501	.502	.604	.541	.475	.501	.556	.504	.551
Fivizzano	Csu-1					.079	.004	.105	.131	.171	.152	.141	.456	.391	.441
Mendrisio	Csu-2						.085	.036	.134	.182	.250	.220	.352	.294	.338
Koper	Csu-3							.108	.137	.178	.151	.143	.433	.376	.420
Izsak	Csu-4								.179	.231	.287	.260	.342	.285	.328
Thessaloniki	Csu-5									.124	.193	.182	.424	.349	.418
Tel-Aviv	Csu-10										.113	.097	.285	.277	.287
Laxla/Cyprus	Csu-11											.014	.353	.354	.347
Troodhos/Cyprus	Csu-12												.335	.339	.328
Chalais	Cle-1													.078	.001
Serramazzoni	Cle-2														.072
Bratislava	Cle-3														

Cakalli, Scalita and Rize. We got a similar alignment of the relative chromosomal lengths for three individuals of Cyprus (CATZEFLIS 1983b), one of Samos and one of Lesbos.

Moreover, a few preliminary results of a comparative G-banding analysis strengthen our opinion that the chromosomal morphology is identical in all the white-toothed shrews with 2N = 40 and NF = 50.

Biochemical results are the most comprehensive to demonstrate that the populations called *C. r. monacha* and *C. r. gueldenstaedti* (at least our geographic samples referring to these two names) are connected to the Western European samples of *C. suaveolens* and do not share any relationships with European populations of *C. russula.* Table 4 presents a matrix of the genetic distances (computed after the allelic frequencies at the 28 surveyed loci[1]) between the 15 populations representing the three observed karyotypes.

The matrix of table 4 is illustrated by a dendrogram constructed after the UPGMA procedure (SNEATH and SOKAL 1973) in fig. 5. The cophenetic correlation coefficient between the original data (inputs in the matrix of table 4) and the clustering values (outputs) of the UPGMA dendrogram is 0.971, a high value close to 1, which indicates that the dendrogram is a good interpretation of the matrix' values.

The genetic distances calculated between the populations belonging to the karyotypes characterizing *C. russula* and *C. suaveolens* are very high (mean

[1] The allelic frequencies at the 28 loci characterizing the 15 samples are available upon request at first authors' address.

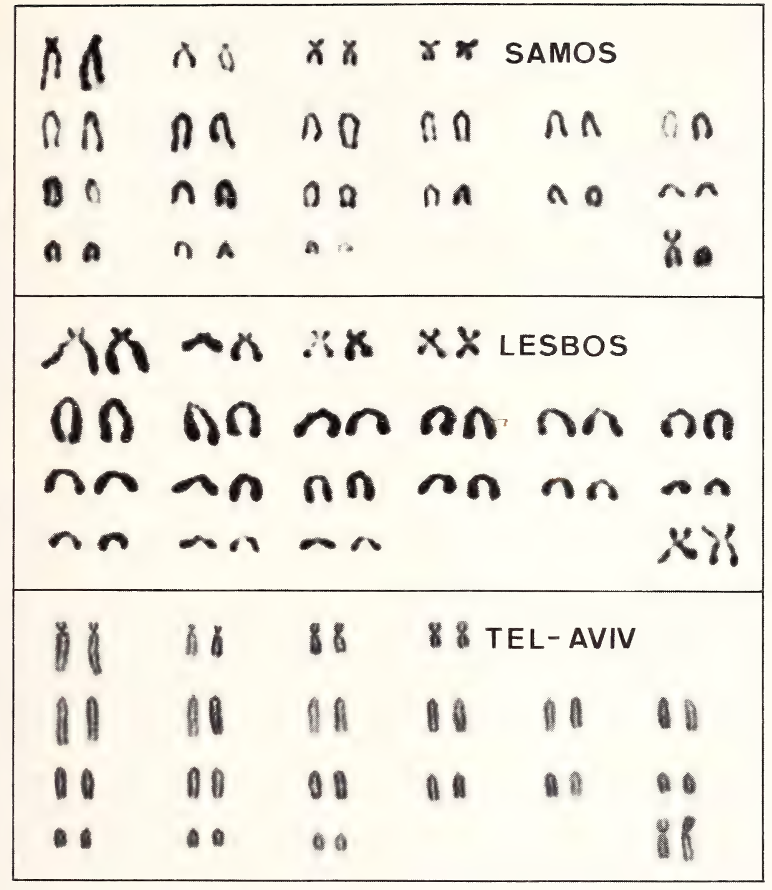


Fig. 3. Karyotypes of some shrews referred here to *C. suaveolens.* Other explanations: see legend of fig. 2. Samos: male no. X 207 of Pagondhas, Samos; Lesbos: female no. X 221 of Mytilini, Lesbos; Tel-Aviv: female no. A 150 of Tel-Aviv, Israel

0.522, range 0.467 to 0.632) compared to the genetic distances computed between population having the same karyotype (table 4). However, we observe a large range in the genetic distances calculated between the samples attributed to *C. suaveolens* (from 0.004 to 0.287), which appears to be a taxon with a high biochemical polymorphism.

Among the populations with 2N = 40 and NF = 50, the samples of Switzerland, Hungary, Italy and Yugoslavy are grouped in a first cluster, then the animals of Thessaloniki fuse with the preceeding group. The highest differentiation is observed between the samples of Cyprus and Tel-Aviv versus the European populations; in that comparison, the genetic distances range from 0.124 to 0.287 (mean 0.191).

Hybridization experiments in laboratory: *C. suaveolens* from Mendrisio breeds with 2N = 40, NF = 50 shrews from Lesbos and Tel-Aviv

In our hybridization experiments, a female caught in the island of Lesbos (Csu-14) was successfully crossed with a male from Tel-Aviv (Csu-10), the F1 individuals have bred with animals of the *C. suaveolens* population from Mendrisio (Csu-2), and the hybrids fertility was observed up to the third generation (fig. 6).

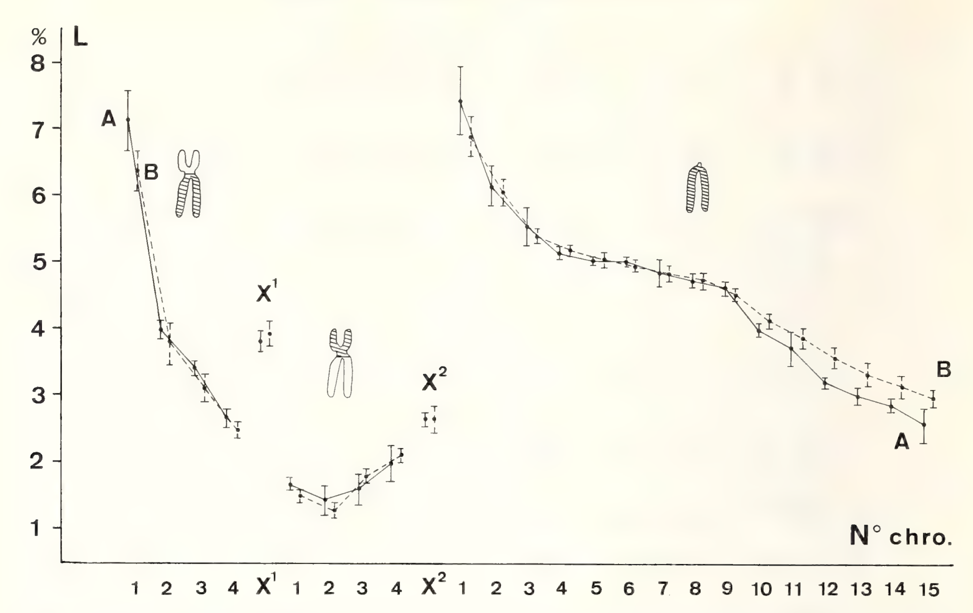


Fig. 4. Relative lengths (mean and standard-deviation) of the chromosomal arms in a few shrews referred here to *C. suaveolens.* The chromosomes have been ordered by decreasing length and are presumed homologous. N° chro: number of each chromosomal pair. 1 to 4: long and short arms of the 4 metacentrics x^1 and x^2: long and short arm of the X-heterochromosome. 1 to 15: relative lengths of the 15 acrocentrics. A: solid line = three individuals from Switzerland (Mendrisio) and Italy (Fivizzano); B: dashed line = ten individuals from Izmir, Cakalli, Maçka and Rize (Turkey)

These experiments demonstrate that there is no genetic incompatibility between these animals having the same chromosomal set but separated by a genetic distance as high (0.182) as the one calculated between Mendrisio and Tel-Aviv samples. This is another argument that shrews sharing the 2N = 40, NF = 50 karyotype in Europe and in the East Mediterranean region belong to the same biological species.

Morphometric data of the 2N = 40, NF = 50 shrews from the type locality of *C. r. monacha* Thomas, 1906

The 11 individuals of population Csu-8 (Scalita: Maçka) originate from the type locality of *C. russula monacha* Thomas, 1906. They have been caught within a radius of 1000 m around the hamlet of Altindere (present name for the ancient Scalita), near the road joining the small city of Maçka to the monastery of Sümela (formerly Meryemanna = Meryam Anna). Table 5 presents the main morphological characteristics of the 11 animals caught from 4th to 9th October 1984 at an altitude of 820 to 880 m. We have added in table 5 the measurements of the holotype and the paratype of *C. r. monacha* (specimens of the British Museum of Natural History) kindly provided by Mrs P. D. Jenkins (in litt.).

On the other hand we have caught in the type locality Scalita (Altindere) 7 *Crocidura* of the group *leucodon-lasia* (karyotype 2N = 28), and 16 *Sorex raddei.*

Morphological polymorphism in the 2N = 40, NF = 50 populations

The main reason of confusion can probably be explained by the highly variable size of the East Mediterranean populations, which is the expression of an important polymorphism in *C. suaveolens.*

Table 5

Body and skull measurements of the 11 *Crocidura* (having a 2N = 40, NF = 50 karyotype) caught in the type locality of *C. russula monacha* Thomas, 1906 (voucher specimen numbers are those of the collection of the Institute of Zoology and Animal Ecology) and the holotype (***) and paratype (●●●) of *C. r. monacha*

For the abbreviations see fig. 1 and table 1

Number	HB	TL	HF	CBL	ZB	SKB	OZL	HMD	LMD	Sex
X1311	78.0	45.0	13.2	18.76	5.93	8.93	8.37	4.61	9.23	M
X1312	68.0	44.0	12.0	16.70	5.56	8.28	7.90	4.22	8.10	F
X1313	74.0	49.0	13.0	18.57	5.66	8.78	8.44	4.62	9.14	M
X1314	69.5	43.0	12.0	17.34	5.62	8.56	7.77	4.16	8.51	M
X1315	73.0	45.0	13.0	17.88	5.79	8.72	8.26	4.42	8.94	M
X1316	74.0	49.0	13.0	18.32	5.84	8.68	8.42	4.54	9.11	M
X1317	83.0	56.5	13.0	18.86	5.87	8.97	8.37	4.47	9.33	F
X1318	72.0	47.0	13.0	18.30	5.99	8.69	8.47	4.51	9.36	F
X1319	80.5	51.5	14.0	19.27	6.28	9.18	8.67	4.70	9.63	M
X1320	70.5	42.0	12.0	17.28	5.78	8.57	8.05	4.34	8.34	M
X1321	87.0	48.0	15.0	19.24	6.47	9.48	8.38	4.90	9.44	M
***	75.0	44.0	14.0	18.40	5.70	8.60	8.60			F
●●●	70.0	40.0	12.0	17.19	5.68	8.56	7.91	4.07	8.05	F

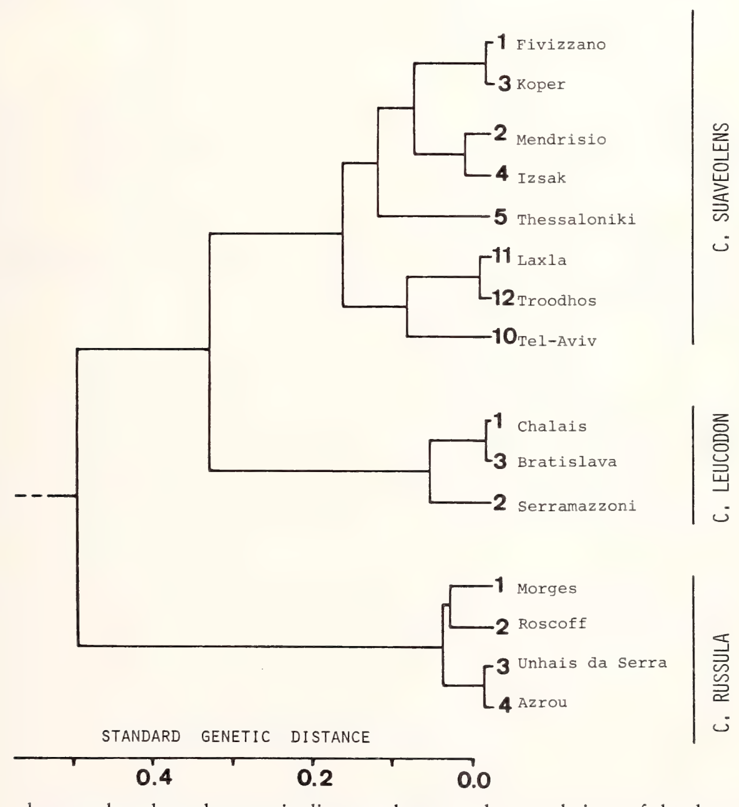


Fig. 5. Dendrogram based on the genetic distances between the populations of the three species of *Crocidura*, constructed according to the UPGMA procedure. The population numbers are the same as in table 1. The cophenetic correlation coefficient is 0.971, a high value which indicates that the dendrogram is a good illustration of the matrix' inputs values

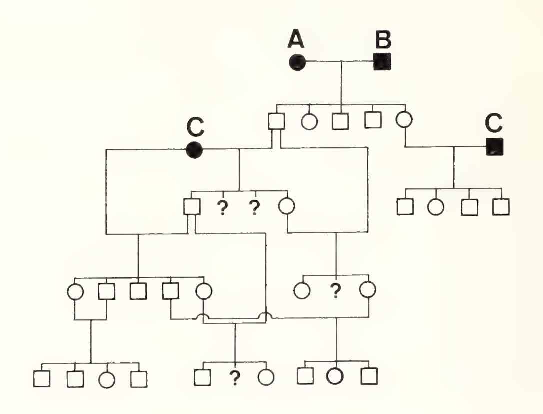


Fig. 6. Hybridization experiments in laboratory between shrews referred to as *C. suaveolens* and originating from different localities. A: female of the island of Lesbos (Csu-14); B: male from Tel-Aviv (Csu-10); C: male and female from Mendrisio (Csu-2); Circle = female; square = male; ? = sex unknown (animals having disappeared after birth)

To sustain this hypothesis, we have examined the range of the most variable body and skull measurements in the 2N = 40, NF = 50 shrews populations. As illustrated in fig. 7, the variation of the condylobasal length CBL shows that the individuals of *C. suaveolens* of Central Europe (for example Mendrisio: 16.75 ± 0.24 mm) are much smaller than those of the Near East (Cakalli: 18.63 ± 0.28 mm). Moreover, one should emphasize that the 2N = 40, NF = 50 sample of the type locality of *C. r. monacha* (CBL: 18.23 ± 0.80) has the same size as the "true" *C. russula* from Portugal (CBL: 18.47 ± 0.39 mm) or from Morocco (CBL: 18.63 ± 0.61 mm).

However, more problematic is to find an explanation why several authors have pointed out the presence of two size-differing sympatric shrews living in Turkey, Lebanon, Syria and Israel, besides the bicolored animals of *C. leucodon-lasia* group (Spitzenberger 1970; Felten et al. 1973; Kumerloeve 1975; Atallah 1977; Simsek 1980). We suggest here that it is probably the large morphological variability inside the populations of *C. suaveolens* in the East Mediterranean which has induced most authors to consider the larger animals as *C. r. gueldenstaedti* or *C. r. monacha* and the smaller ones as *C. suaveolens*. That amounts to saying that we suspect the separation of one polymorphic species into two artificial taxa according to their size.

To illustrate this possibility, we divided our Turkish 2N = 40, NF = 50 sample (36 animals of the populations Csu-6 to 9) according to the condylobasal length. The 18 smallest animals have a mean CBL of 17.88 ± 0.44 mm and the 18 largest individuals have a mean CBL of 18.81 ± 0.28 mm. The Turkish white-toothed shrews called *C. suaveolens* have a mean CBL of 17.72 mm (28 individuals: Felten et al. 1973) or 17.59 ± 0.44 mm (285 animals: Simsek 1980), values very similar to our smallest 2N = 40, NF = 50 shrews. The shrews called *C. russula* in Turkey have a mean CBL of 18.68 ± 0.39 mm (275 animals: Simsek 1980) and the Turkish *C. r. gueldenstaedti* of Felten et al. (1973) have a mean CBL of 18.76 mm (30 individuals), which is the same value as the mean CBL characterizing our 18 largest 2N = 40, NF = 50 animals.

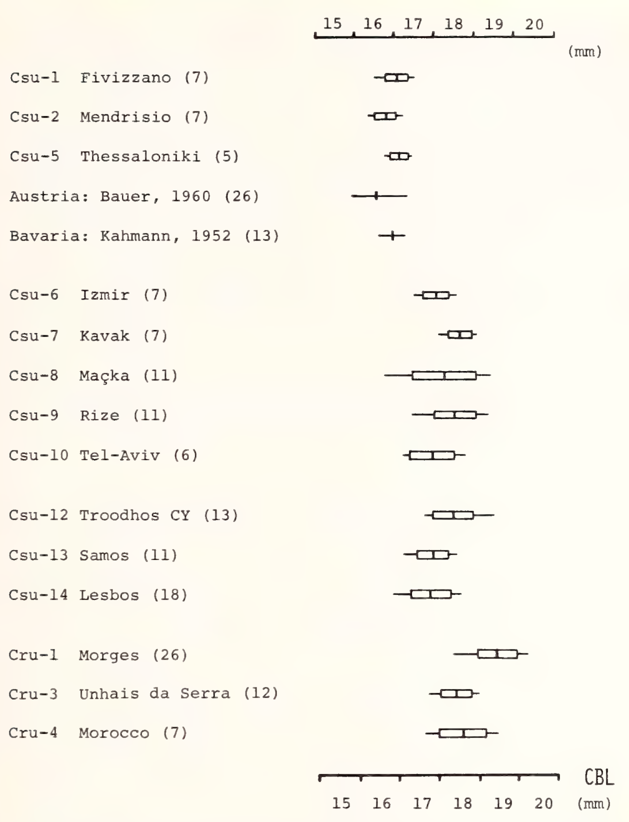


Fig. 7. Variation in the condylobasal length (CBL) by several populations referred to *C. suaveolens* and *C. russula.* Mean, standard deviation and range for each sample measured by us; mean and range for the samples of Bavaria (after Kahmann 1952) and Austria (after Bauer 1960). The size of each sample is given in brackets.

The problem of *C. gueldenstaedti* Pallas, 1811

Another source of confusion can be attributed to the loss of the holotype and the absence of paratypes of *C. gueldenstaedti* Pallas, 1811. This taxon has been described by Pallas at the same time he named *C. suaveolens.* Let us emphasize that the type localities of both taxa are about 900 km distant, a high value if we accept the idea of a large geographical polymorphism in *C. suaveolens.*

In the lack of type specimens, it is worthless to discuss their taxonomic status. At the least, one could expect to turn *C. gueldenstaedti* into synonymy with another Crocidurinae when neotypes originating from Duscheti (Georgia, USSR) will have been analysed morphologically, chromosomally and biochemically.

Conclusions

With the combined adduction of morphological, cytological and biochemical results, we demonstrate that East Mediterranean shrews calles *C. russula monacha* and *C. russula gueldenstaedti* do not belong to the Western European taxon *C. russula* Hermann, 1780. It is shown that the Near East *Crocidura* previously reported to as *C. russula* are representa-

tives of the morphologically and biochemically polymorphic species *C. suaveolens* Pallas, 1811. We argue that the form *C. gueldenstaedti* must be considered "incertae sedis" and that the non-bicolored shrews of the type locality of *C. r. monacha* have the chromosomal formula of *C. suaveolens*.

In the present state of our knowledge, one must admit that there are only three species of the genus *Crocidura* living in the mainland parts of Europe and Near East: *C. russula* confined to western Europe, *C. suaveolens* whose large distribution includes the Near East, Caucasus and Balkans' countries and the southern parts of Europe, and finally *C. leucodon* (fig. 8). Concerning the last mentioned species, further analyses are needed to clarify the identity and relationships of the shrews referred to as *C. lasia* and/or *C. lasiura* (according to Ondrias 1969) in the Near East.

Finally, it is now possible to discuss the taxonomic status of the Cyprus shrews. Based on the karyotype, Catzeflis (1983, b) recognized the close relationship with *C. suaveolens*. However, considering the amount of genetic distance to continental *C. suaveolens* of Europe and the obvious genetic isolation of the island population, he proposed to keep provisionally the name of *C. cypria* Bate, 1903. This prudence was especially indicated as long as the status of the Near Eastern relatives was not cleared up. Taking into account our findings on the large morphological and genetical variations between populations of *C. suaveolens*, it is no longer justified to attribute a specific rank to the Cyprus shrews. To answer the question wether or not a subspecific level – *C. suaveolens cypria* – is justified, samples of populations from Turkey (Maddalena et al. in prep.) and from Mediterranean islands should by analysed.



Fig. 8. Geographic origin of the 23 studied samples, according to tables 1 and 3. Circle = *C. russula*; square = *C. leucodon*; triangle = *C. suaveolens*. The dark line marks the eastern border of repartition of *C. russula* Hermann, 1780 in continental Europe. More details in the text

Furthermore, in order to understand evolution and history of *C. suaveolens*, samples of the whole geographic range of this species in Eurasia and Africa should be investigated. This would only be possible with a wide collaboration[2] of local specialists.

Our results demonstrate that cytology is an adequate method to approach the systematics of the genus *Crocidura* and that hypothesis dealing with the phylogeny of the different Eurasian and African species of this genus must absolutely be based upon the combined informations of several methodologies.

Acknowledgements

Françoise Besançon-Jeanmaire, Lausanne, Chantal Catzeflis, Lausanne, C. Doerig Lausanne, J. Hausser, Lausanne, L. Kocian, Bratislava, J. Patton, Berkeley, Maria Graça Ramalhinho, Lisboa, and M. Salvioni, Bellinzona, kindly provided us with shrews or helped us to catch the animals in the field.

We especially wish to thank Anne-Marie Mehmeti, Lausanne, who prepared all the karyotypes and contributed for a large amount to the cytological results presented here.

Résumé

Résultats inattendus sur le statut taxonomique de Crocidura russula auct. (Mammalia, Insectivora) de la Méditerranée orientale

D'après les données de la littérature, la répartition géographique de *Crocidura russula* Hermann, 1780 serait discontinue et la distribution des animaux rattachés à ce taxon montre deux ensembles de populations. Un premier groupe de populations occidentales se rencontre en Europe de l'Ouest, et est séparé géographiquement d'un second groupe de populations nommées *C. russula monacha* et *C. r. gueldenstaedti* et qui occupent les Pays du Levant et de la Méditerranée Orientale.

Par une approche basée sur des analyses chromosomiques, biochimiques et morphologiques, nous démontrons que les animaux attribués à *C. r. gueldenstaedti* et/ou *C. r. monacha* en Turquie, Chypre et Israël, appartiennent en fait au taxon *C. suaveolens* Pallas, 1811. En effet, les formes orientales attribuées précédemment à *«C. russula»* montrent le même caryotype que *C. suaveolens* et sont biochimiquement proches des échantillons d'Europe centrale de *C. suaveolens.* L'origine de la confusion provient de la grande variabilité morphologique observée entre et à l'intérieur des populations chez les *C. suaveolens* du Proche-Orient.

Sur la base de nos résultats *C. r. monacha* Thomas, 1906 fait partie de l'espèce polymorphique *C. suaveolens* Pallas, 1811 et nous proposons de considérer *C. (russula) gueldenstaedti* Pallas, 1811 comme «incertae sedis».

Zusammenfassung

Unerwartete Ergebnisse zum taxonomischen Status der ostmediterranen Crocidura russula auct. (Mammalia, Insectivora)

Nach Literaturangaben hat *Crocidura russula* Hermann, 1780 eine diskontinuierliche geographische Verbreitung: Eine erste Gruppe ist im westlichen Nordafrika sowie in West- und Mitteleuropa beheimatet, eine zweite ist im ostmediterranen Raum sowie im Nahen Osten verbreitet. Tiere der östlichen Gruppe werden meistens als *C. russula monacha* oder *C. russula gueldenstaedti* bezeichnet.

Unter Einbeziehung cytologischer, biochemischer und morphologischer Methoden wurden Vertreter der östlichen Gruppe analysiert und mit Tieren der drei mitteleuropäischen *Crocidura*-Arten verglichen. Dabei zeigt sich, daß *C. r. monacha* und/oder *C. r. gueldenstaedti* aus Israel, Türkei und Cypern nicht zu *C. russula* Hermann, 1780 sondern zu *C. suaveolens* Pallas, 1811 gehören. Sie besitzen alle denselben Karyotyp (2N = 40, NF = 50), sind sich biochemisch sehr ähnlich und lassen sich mit Tieren aus Griechenland (Lesbos) und der Schweiz kreuzen. Die bisherige falsche Zuordnung läßt sich durch die große morphologische Variabilität erklären, welche innerhalb und zwischen nahöstlichen Populationen von *C. suaveolens* gefunden wird.

Auf Grund der Ergebnisse, insbesondere der Chromosomenbefunde von Tieren der Terra typica, gehört *C. russula monacha* Thomas, 1906 zur polymorphen Art *C. suaveolens* Pallas, 1811. *C. (russula) gueldenstaedti* Pallas, 1811 ist als „incertae sedis" zu betrachten.

[2] For collaboration please take contact with P. Vogel, Lausanne.

Literature

International Union of Biochemistry (1979): Enzyme nomenclature, 1978. New York: Academic Press.
Times Atlas of the World (1968): London: Times Newspapers Ltd.
Anonymous, (1978): Atlas préliminaire des mammifères de Provence. Bull. Centre Rech. Ornithol. Provence, special vol. **1.** Aix-en-Provence: Museum Hist. Nat. Aix-en-Provence.
Atallah, S. I. (1977): Mammals of the Eastern Mediterranean Region; their ecology, systematics and zoogeographical relationships. Säugetierk. Mitt. **25,** 241–320.
Baker, R. J.; Haiduk, M. W.; Robbins, L. W.; Cadena, A.; Koop, B. F. (1982): Chromosomal studies of South American bats and their systematic implications. Special Publ. Pymatuning Lab. Ecol. **6,** 303–327.
Bate, D. (1903): The mammals of Cyprus. Proc. zool. Soc. London **1/2,** 341–348.
Bauer, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Bonn. zool. Beitr. **11,** 141–344.
Brewer, G. J. (1970): An introduction to isozyme techniques. New York: Academic Press.
Catalan, J. (1984): Application de méthodes génétiques à la systématique des Musaraignes (Soricidés) de l'Europe méridionale. Montpellier: Diplome Ecole Pratique Hautes Etudes (Sciences Vie Terre).
Catalan, J.; Poitevin, F. (1981): Les Crocidures du midi de la France: leurs caractéristiques génétiques et morphologiques; la place des populations corses. C. R. Acad. Sc. Paris **292,** 1017–1020.
Catzeflis, F. (1983a): Relations génétiques entre trois espèces du genre *Crocidura* (Soricidae, Mammalia) en Europe. Mammalia **47,** 229–236.
– (1983b): Analyse cytologique et biochimique des Crocidures de l'Ile de Chypre (Mammalia, Insectivora). Rev. suisse Zool. **90,** 407–415.
Catzeflis, J.; Graf, J. D.; Hausser, J.; Vogel, P. (1982): Comparaison biochemique des Musaraignes du genre *Sorex* en Europe occidentale (Soricidae, Mammalia). Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **20,** 223–233.
Corbet, G. B. (1978): The mammals of the Palaearctic region: a taxonomic review. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.), Cornell Univ. Press.
Dulic, B.; Tortic, M. (1960): Verzeichnis der Säugetiere Jugoslawiens. Säugetierkdl. Mitt. **8,** 1–12.
Ellerman, J. R.; Morrison-Scott, T. C. S. (1966): Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.).
Felten, H.; Spitzenberger, F.; Storch, G. (1973): Zur Kleinsäugerfauna West-Anatoliens. Teil II. Senckenbergiana Biol. **54,** 227–290.
Genoud, M.; Hutterer, R. (in prepa.): *Crocidura russula* Hermann, 1758 – Hausspitzmaus. In: Handbuch der Säugetiere Mitteleuropas. Ed. by J. Niethammer and F. Krapp. Wiesbaden: Akademische Verlagsgesellschaft.
Genoud, M.; Vogel, P. (1981): The activity of *Crocidura russula* (Insectivora, Soricidae) in the field and in captivity. Z. Säugetierkunde **46,** 222–232.
Gureev, A. (1971): The Shrews (Soricidae). Leningrad: Acad. Sc. URSS. (In Russian).
Harrison, D. L. (1963): Some observations on the white-toothed shrews (genus *Crocidura* Wagler 1832) of Israel. Bull. Res. Coun. Israel **11B,** 177–182.
Harrison, D. L. (1964): The mammals of Arabia. London: E. Benn Ltd.
Hausser, J. (1976): Contribution à l'étude des Musaraignes du genre *Sorex* (cytotaxonomie, morphologie, répartition). Thèse de doctorat, Université de Genève.
Hausser, J.; Jammot, D. (1974): Etude biométrique des mâchoires chez les *Sorex* du groupe *araneus* en Europe continentale (Mammalia, Insectivora). Mammalia **38,** 324–343.
Hellwing, S. (1971): Maintenance and reproduction in the white-toothed shrew *Crocidura russula monacha* Thomas in captivity. Z. Säugetierkunde **36,** 103–113.
Hellwing, S. (1973): The postnatal development of the white-toothed shrew *Crocidura russula monacha* in captivity. Z. Säugetierkunde **38,** 257–270.
Herzig, B.; Spitzenberger, F. (1977): Die Hausspitzmaus *(Crocidura russula)* in Vorarlberg – ein österreichischer Erstnachweis. Montfort **29,** 271–275.
Hutterer, R. (1981): Neue Funde von Spitzmäusen und anderen Kleinsäugern auf Borkum, Norderney, Spiekeroog und Wangerooge. Drosera **1,** 33–36.
Jenkins, P. D. (1976): Variation in Eurasian shrews of the genus *Crocidura* (Insectivora: Soricidae). Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. **30,** 271–309.
Kahmann, H. (1952): Beiträge zur Kenntis der Säugetierfauna in Bayern. Ber. Naturforsch. Gesell. Augsburg **5,** 147–170.
Kock, D. (1974): Zur Säugetierfauna der Insel Chios, Aegäis (Mammalia). Senckenbergiana Biol. **55,** 1–19.
Kumerloeve, H. (1975): Die Säugetiere (Mammalia) der Türkei. Die Säugetiere (Mammalia) Syriens und des Libanon. Veröff. Zool. Staatssamml. München **18,** 69–225.

LEHMANN, E. v. (1954): Zur Kleinsäugerfauna des Fürstentums Liechtenstein. Bonn. zool. Beitr. **5,** 17–31.
— (1965): Über die Säugetiere im Waldgebiet NW-Syriens. Sitzungsber. Gesell. Naturforsch. Freunde Berlin (NF) **5,** 22–38.
LEHMANN, E. v.; HUTTERER, R. (1981): Elenco dei Mammiferi (Mammalia) del Ticino. Boll. Soc. Ticinese Sci. Nat.: 91–105.
MARKOW, G. (1957): Die insektenfressenden Säugetiere Bulgariens. Fauna Bulgariens III. Sofia (in Bulgarian).
MEYLAN, A. (1966): Données nouvelles sur les chromosomes des Insectivores européens. Rev. suisse Zool. **73,** 548–558.
— (1967): Formules chromosomiques et polymorphisms robertsonien chez *Blarina brevicauda* (Say) (Mammalia: Insectivora). Can. J. Zool. **45,** 1119–1127.
MEYLAN, A.; HAUSSER, J. (1973): Les chromosomes des *Sorex* du groupe *araneus-arcticus* (Mammalia, Insectivora). Z. Säugetierkunde **38,** 143–158.
— — (1974): Position cytotaxonomique de quelques musaraignes du genre *Crocidura* au Tessin (Mammalia, Insectivora). Rev. suisse Zool. **81,** 701–710.
MURARIU, D.; ANDREESCU, I. (1982): Recherches sur les Mammifères de la plaine roumaine (entre la Ialomita et l'Olt). Trav. Mus. Hist. Nat. "Grigore Antipa" **24,** 233–245.
NEI, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. Genetics **89,** 583–590.
ONDRIAS, J. (1965): Die Säugetiere Griechenlands. Säugetierkdl. Mitt. **13,** 109–127.
— (1969): Die Ussuri-Gross-Spitzmaus, *Crocidura lasiura* Dobson, 1890, auf der Aegäischen Insel Lesbos. Z. Säugetierkunde **34,** 353–358.
— (1970): Contribution to the knowledge of *Crocidura suaveolens* (Mammalia, Insectivora) from Greece, with a description of a new subspecies. Z. Säugetierkunde **35,** 371–381.
OSBORN, D. J. (1965): Hedgehogs and shrews of Turkey. Proc. United States Nat. Mus. **117,** 553–566.
POITEVIN, F. (1984): Biogéographie et écologie des Crocidures méditerranéennes (Insectivores, Soricidés) *Crocidura russula* (Hermann, 1780) et *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811). Importance de la compétition interspécifique dans la compréhension de leurs distributions. Thèse, Univ. Sci. Techn. Languedoc: Montpellier.
RICHTER, H. (1963): Zur Verbreitung der Wimperspitzmäuse (*Crocidura* Wagler, 1832) in Mitteleuropa. Zool. Abh. Mus. Tierkde Dresden **26,** 219–242.
— (1966): Eine Serie *Crocidura gueldenstaedti* (Pallas, 1811) (Mammalia, Insectivora) von der griechischen Insel Samos. Beaufortia **13,** 109–115.
— (1970): Zur Taxonomie und Verbreitung der palaearktischen Crociduren (Mammalia, Insectivora, Soricidae). Zool. Abh. st. Mus. Tierkde. Dresden **31,** 293–304.
RIMSA, D.; ZIVKOVIC, S.; PETROV, B. (1978): Resultati citogenetickih istrazivanja rovcica (Soricidae, Insectivora, Mammalia) Jugoslavije. Biosistematika **4,** 209–215.
SCHMID, W. (1968): The chromosomes of *Crocidura russula* (Soricidae – Insectivora). Mammalian Chromosome Newsletter **9,** 69–70.
SELANDER, R. K.; SMITH, M. H.; YANG, S. Y.; JOHNSON, W. E.; GENTRY, J. B. (1971): Biochemical polymorphism and systematics in the genus *Peromyscus.* I. Variation in the oldfield mouse *(Peromyscus polionotus).* Studies in Genetics VI. Univ. Texas Publ. **7103,** 49–90.
SIMSEK, N. (1980): Turklye *Crocidura suaveolens* (Pallas, 1811) ve *Crocidura russula* (Hermann, 1780) 'larinin (Mammalia: Insectivora) diskriminant analiz yöntemi ile ayiretedilmesi. Tubitak VII. Bilim Kongressi 6–10 Ekim 1980 Kusadasi-Aydin: 417–432.
SLIVKA, S. (1977): A contribution to the knowledge of the karyotype of the bicolor white-toothed shrew (*Crocidura leucodon* Hermann, 1780) and of the lesser white-toothed shrew (*Crocidura suaveolens* Pallas, 1811) in the area of southwest Slovajkia. Biologica (Bratisl.) **32,** 877–880.
SNEATH, P. H. A.; SOKAL, R. R. (1973): Numerical taxonomy. San Francisco: Freeman and Co.
SPITZENBERGER, F. (1970): Zur Verbreitung und Systematik türkischer Crocidurinae (Insectivora, Mammalia). Annln. Naturh. Mus. Wien **74,** 233–252.
— (1978): Die Säugetierfauna Zyperns. Teil I: Insectivora und Rodentia. Annln. naturhist. Mus. Wien **81,** 401–441.
VESMANIS, I. (1976): Vorschläge zur einheitlichen morphometrischen Erfassung der Gattung *Crocidura,* Insectivora, Soricidae als Ausgangsbasis für biogeographische Fragestellungen. Abh. Arbeitsgem. f. tier- u. pflanzengeogr. Heimatforsch. Saarl., Saarbrücken **6,** 71–78.
VINOGRADOV, B. S. (1958): On the structure of external genitalia in white-toothed shrews (Genus *Crocidura,* Insectivora, Mammalia) as a classificatory character. Zool. Zh. **37,** 1236–1243.
ZAFRIRI, A.; HELLWING, S. (1973): The common shrew in Israel, *Crocidura russula monacha:* taxonomic aspects and data on reproduction under field conditions. Israel J. Zool. **22,** 21.

Authors' addresses: Prof. Dr. PETER VOGEL, Dr. F. CATZEFLIS, T. MADDALENA, Institut de Zoologie et d' Ecologie Animale, Bâtiment de Biologie, CH-1015 Lausanne, Switzerland; Dr. S. HELLWING, Department of Zoology, The George S. Wise Faculty of Life Sciences, Tel-Aviv University, Tel-Aviv 69978, Israel

Einige verhaltensökologische Aspekte der Räuber-Beute-Beziehungen europäischer Fledermäuse (Chiroptera)

Von K.-H. Taake

Eingang des Ms. 26. 10. 1984

Abstract

Behavioural and ecological aspects of predator-prey-relationships in European Bats (Chiroptera)

Those European bat species which are whitish-bellied, usually begin hunting late in the evening. The ears of late-flying species are relatively longer than those of early flyers (t-test***). Small bat species don't fly out late (r_s = 0.99**). Very early flying bats belong to species in which two young per pregnancy are not uncommon. Long-eared bats are frequently found hanging freely in caves or buildings, whereas short-eared ones prefer fissures.

It is assumed that an early time of emergence, in general, prevents the development of whitish fur, since this would probably cause an increase in predatory pressure, especially in long-eared, slow-flying bats (gleaners). Gleaning appears to be a dangerous way to forage unless it is done in darkness. In very early flying bats a litter size of two seems to outweigh losses caused by predators. There is probably a good food supply for small bats in the early evening. Obviously, short-eared bats are better adapted to utilize fissures, possibly for thermoregulatory reasons or because long ears are a hinderance in cracks. Whitish bellies possibly serve as countershading for free-hanging bats in light entrance-near cave regions. However, some fissure-dwelling species are also whitish-bellied.

Einleitung

Nahezu alle Fledermausarten der europäischen Fauna verfügen über ein im Vergleich zur Dorsalseite helleres Ventralfell. Der adaptive Wert einer solchen (u. a.) bei vielen Säugern vorhandenen Unterseitenaufhellung wird als „Gegenschattierung“ interpretiert, die bei entsprechenden Lichtverhältnissen optisch eine scheinbare Auflösung der Dreidimensionalität des Tierkörpers bewirken kann (vgl. Portmann 1956). Innerhalb der Gruppe der europäischen Chiropteren variiert das Ausmaß der Ventralseitenaufhellung erheblich: Bei einigen Arten entspricht die ventrale Fellfärbung fast völlig der dorsalen *(N. noctula)* oder weicht nur relativ geringfügig davon ab *(P. nathusii)*, während bei anderen eine weißliche Unterseite mit dem dunkleren Rückenfell kontrastiert *(M. bechsteini)*.

Da offensichtlich kein Zusammenhang zwischen dem Ausmaß der Ventralseitenaufhellung und der Besiedlung bestimmter Sommerlebensräume besteht – so sind z. B. alle drei oben genannte Arten Waldbewohner, die tagsüber in Baumhöhlen oder -spalten Quartier beziehen –, wurde nach sonstigen Korrelaten zwischen Farb- und Verhaltensmerkmalen gesucht. Darüber hinaus wurde überprüft, ob weitere morphologische (Körpergrößen, relative Ohrlängen) bzw. fortpflanzungsbiologische (Zwillingsgeburten) Merkmale europäischer Fledermäuse bislang unbekannte Ko-Adaptationen im Verhalten erkennen lassen, die vermutlich ebenfalls im Beziehungsgefüge zwischen Fledermäusen, ihren Nahrungsfeinden und ihren Beutetieren evoluiert sind.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5004-0202 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 202–208

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Material und Methoden

Ausflugzeit

Jede europäische Fledermausart wurde hinsichtlich des Beginns ihrer (im allgemeinen charakteristischen) Ausflugzeit aus dem Tagesquartier auf der Basis von Literaturangaben bzw. eigenen Beobachtungen in eine von vier Kategorien (oder in eine Zwischenkategorie) eingestuft, die wie folgt definiert wurden:

Der Ausflug beginnt in der Regel

1: sehr früh, z. T. bereits vor Sonnenuntergang;
2: in der frühen (bürgerlichen) Dämmerung;
3: in der späten Dämmerung; (Die Dämmerungsphase dauert in Mitteleuropa zwischen April und September je nach Jahreszeit etwa 40 bis 70 Minuten.)
4: nach Einbruch der Dunkelheit.

Zu beachten ist jedoch, daß eine völlig eindeutige Zuordnung zu einer dieser Kategorien in vielen Fällen kaum möglich ist, denn Ausflugzeiten variieren geographisch, saisonal und witterungsbedingt. Die in der Tabelle aufgezeigte Tendenz dürfte die realen Verhältnisse dennoch im Prinzip richtig widerspiegeln, unabhängig davon, daß ein anderer Bearbeiter möglicherweise im einen oder anderen Fall anders entscheiden würde. Arten, von denen hinreichend eindeutige Ausflugzeitangaben nicht verfügbar waren, wurden in der ersten Tabellenspalte mit einem Fragezeichen versehen; sie blieben in der statistischen Auswertung unberücksichtigt.

Ventralfarbe, Quartierwahl, Fortpflanzungskapazität

Alle Fledermausarten, die eine weißliche Ventralseite aufweisen, wurden in der zweiten Spalte der Tabelle gekennzeichnet (wobei hinsichtlich der Eindeutigkeit des Begriffs „weißlich“ ähnliche Einschränkungen gemacht werden müssen wie im Fall der Ausflugzeitwerte). In weiteren Tabellenspalten wurde vermerkt, welche Fledermausarten besonders langohrig sind (s. u.), welche Hangplätze bei der Quartierwahl bevorzugt werden und ob bei der betreffenden Fledermausart zumindest in einem Teil ihres europäischen Verbreitungsgebietes regelmäßig (d. h. nicht nur ausnahmsweise) Zwillingsgeburten vorkommen.

Beziehung zwischen Körpergröße und Ausflugzeit

Die im Gegensatz zur Kopf-Rumpf-Länge insbesondere am lebenden Tier genauer abnehmbare und daher diagnostisch wichtigere Unterarmlänge läßt sich als Funktion der Körpergröße interpretieren. Arithmetische Mittel der Unterarmlängen wurden für die statistische Auswertung als „Körpergrößen“ definiert. Da nicht für alle Fledermausarten Mittelwerte verfügbar waren, wurde in einigen Fällen die Variationsbreite „gemittelt“, wodurch selbstverständlich nur ein Näherungswert für das arithmetische Mittel gewonnen werden kann. Dieses Verfahren erscheint hier ausreichend, zumal auch arithmetische Mittel geographischen Variationen unterworfen sind.

Aus jeder Gruppe mit gleicher Ausflugzeit wurde anschließend die jeweils kleinste Fledermausart herausgesucht. Zwischen den Körpergrößen der jeweils kleinsten Arten und ihren Ausflugzeiten wurden die lineare Regression sowie die Spearman-Rangkorrelation (einschließl. Signifikanzniveau) ermittelt (Abb. 2).

Beziehung zwischen relativer Ohrlänge und Ausflugzeit

Für die Ohrlängen waren keine Mittelwerte verfügbar, die „relative Ohrlänge“ einer Fledermausart bezieht sich deshalb auf die Mitte der Variationsbreite der Ohrlänge im Verhältnis zum arithmetischen Mittel (bzw. zur Mitte der Variationsbreite) der Unterarmlänge. Unterschiede zwischen den relativen Ohrlängen der spät ausfliegenden Arten (Ausflugzeitwert 3,5–4) von denen der früher ausfliegenden (1–3) wurden mittels t-Test auf ihre Signifikanz überprüft (Abb. 1).

Ergebnisse und Diskussion

Ko-Adaptationen zwischen morphologischen bzw. fortpflanzungsbiologischen Merkmalen und dem Ausflugverhalten

Ventralfarbe

Weißbäuchige Fledermäuse beginnen ihren Jagdflug in der Regel nicht vor der späten Dämmerung. Eine frühe Ausflugzeit verhindert bei paläarktischen Fledermäusen offensichtlich in der Regel die Entwicklung weißlicher Körperunterseiten. Eine Erklärung für diese Strategie ist in einer Schutzanpassung gegenüber Nahrungsfeinden zu sehen. Chiropteren, die einem potentiellen Nahrungsfeind im Flug (z. B. während eines Schwenkmanövers) eine sehr helle Unterseite präsentieren, vergrößern vermutlich ihr ohnehin hohes Risiko, von dem Räuber entdeckt zu werden. Mueller (1968: 524) beschreibt den Feinddruck, dem nordamerikanische Fledermäuse Greifvögeln gegenüber ausgesetzt sind, so: "A bat flying in daylight is incredibly attractive to a hawk, and the success in capture is very high. The smaller hawks rarely fail to capture a bat, and even the larger, less

Tabelle

Einige Zusammenhänge zwischen morphologischen, fortpflanzungsbiologischen und ethologischen Merkmalen europäischer Fledermäuse

	Relative Ausflug-zeit	Ventral-farbe weißlich	Ohrlänge > 0,4 × UA-Länge	Quartierwahl im Fels bzw. in Gebäuden[1]	Zwillingsgeburten nicht ungewöhnlich
N. noctula	1				●
N. leisleri	1				●
N. lasiopterus	1?				●
P. pipistrellus	1				●
P. savii	1,5				●
P. kuhli	1,5				●
E. nilssoni	1,5				●
E. serotinus	2				
M. mystacinus	2			○	
M. brandti	2			○	
Mi. schreibersi	2			●	?
B. barbastellus	2			○	?
M. emarginatus	2,5		●	●	
P. nathusii	2,5				●
Rh. euryale	2,5		●?	●	
M. daubentoni	3	●		○	
M. dasycneme	3	●		○	
M. capaccinii	3	●			
V. discolor	3?	●			?
Pl. auritus	3,5	●	●	○	?
Pl. austriacus	3,5	●	●	○	?
M. nattereri	3,5	●	●	○	
Rh. ferrumequinum	3,5		●	●	
Rh. hipposideros	3,5		●?	●	
Rh. blasii	3,5?		●?	●	
Rh. mehelyi	3,5?		●?	●	
T. teniotis	3,5		●?		
M. myotis	4	●	●	●	
M. blythi	4?	●	●?	●	
M. bechsteini	4	●	●	●	

[1] ● gewöhnlich freihängend, ○ freihängend oder in Spalten, ohne Symbol: gewöhnlich nicht freihängend im Fels bzw. in Gebäuden.

maneuverable buteonine hawks, which rarely attempt pursuit of a flying bird, will avidly pursue and usually capture a bat."

Das Risiko, entdeckt zu werden, wäre wahrscheinlich dann besonders groß, wenn weißbäuchige Fledermäuse sich während der Nahrungssuche bei noch gutem Licht direkt vor dem dunkleren Hintergrund der Vegetation bewegen würden, wie sich leicht am auffälligen Erscheinungsbild von Mehlschwalben *(Delichon urbica)* beim Vorbeiflug an Bäumen und Sträuchern zeigen läßt. Darüber hinaus erfolgen Angriffe keineswegs nur von oben herab durch Greifvögel oder Eulen, denn Fledermäuse begeben sich zur Nahrungssuche und zum Trinken gelegentlich (zumindest *M. myotis* sogar regelmäßig; Kolb 1958) in unmittelbare Bodennähe und können dabei Beute von Raubtieren (Carnivora) werden. So beobachteten z. B. Wroe und Wroe (1982) an einer Viehtränke in Arizona einen Luchs *(Lynx rufus)*, der in der Abenddämmerung zahlreiche Fledermäuse aus der Luft „griff". Eine Zwergfledermaus *(P. pipistrellus)*, die sich neben einer ebenfalls von einer Katze herangetragenen frischtoten *P. austriacus* in der Sammlung des Autors befindet, wurde auf ähnliche Weise von einer Hauskatze *(Felis silvestris)* erbeutet; Fledermäuse als Katzenbeute erwähnen u. a. auch Natuschke (1960) und Stebbings (1977).

Relative Ohrlänge

Die relativen Ohrlängen spät ausfliegender Fledermausarten sind deutlich größer als die der früher ausfliegenden (t = 3,99*** FG = 17; Abb. 2). Übersteigt die Ohrlänge einen „kritischen Wert" von etwa 40 % der Unterarmlänge, so beginnt die große Mehrzahl der betreffenden Arten die Jagd erst im Schutze einbrechender Dunkelheit. Die extrem großen Ohrmuscheln einiger Vespertilioniden (bzw. Rhinolophiden), die bei der Nahrungssuche wesentlich exponierter ausgerichtet sind als die der ebenfalls recht langohrigen Molossiden, kennzeichnen einen langsamen und somit im Hinblick auf Räuberangriffe besonders riskanten Beuteflug. Zudem ist Langohrigkeit ein gemeinsames Merkmal derjenigen Fledermausarten, die eine im nordamerikanischen Raum als „gleaning" bezeichnete Beuteerwerbstechnik anwenden (vgl. z. B. Bell 1982): Diese Arten sammeln Insekten vom Blätterwerk der Bäume, von der Baumrinde oder vom Erdboden. „Gleaning" erfordert einen langsamen Suchflug in unmittelbarer Nähe des abzulesenden Substrats, eine Technik des Nahrungserwerbs, der sich vermutlich in der Dunkelheit risikoloser nachgehen läßt als in der Dämmerung.

Zwillingsgeburten

Die besonders früh ausfliegenden Fledermäuse (Ausflugzeitwert 1–1,5) gehören Arten an, bei denen Zwillingsgeburten nicht ungewöhnlich sind (Tab.). Möglicherweise sind die durch sehr frühe Ausflugzeiten erschlossenen ökologischen Nischen trotz Schutzanpassungen mit einem so hohen Räuberdruck verbunden, daß Verluste durch eine größere Fortpflanzungskapazität ausgeglichen werden müssen. Wurfgrößen, die über das bei der Mehrzahl der Chiropterenarten übliche Einzeljunge hinausgehen, sind zudem Merkmal derjenigen Arten, die durch Wanderungen (vgl. Ryberg 1947) oder durch relativ ungeschützte Tagesruheplätze besonderen Gefahren ausgesetzt sind: Einige amerikanische *Lasiurus*-Arten, die tagsüber im Geäst der Bäume ruhen, bekommen sogar regelmäßig mehr als zwei Junge.

Körpergröße

Die Körpergröße der jeweils kleinsten Fledermausart innerhalb einer Ausflugzeitgruppe ist abhängig von der Ausflugzeit (r_s = 0,99** n = 7). Mit zunehmender Dunkelheit nimmt auch die Körpergröße der „kleinsten Art" zu (Abb. 2). Aus dieser Feststellung läßt sich jedoch keine allgemeine Größenzunahme mit später werdender Ausflugzeit ableiten.

Unterschiede hinsichtlich des Beginns der Tagesaktivität dürften u. a. auf unterschiedli-

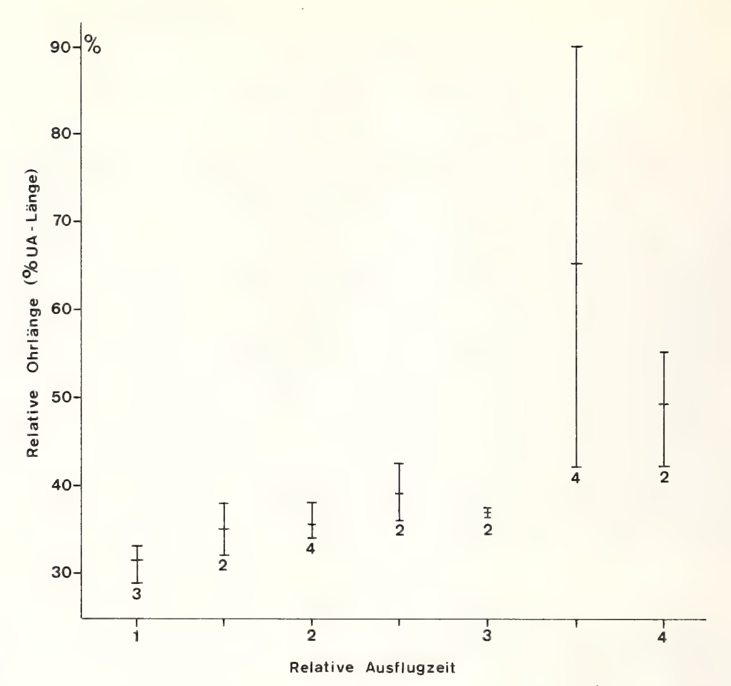


Abb. 1. Zusammenhang zwischen der relativen Ohrlänge (im Verhältnis zur Unterarmlänge) und der relativen Ausflugzeit bei europäischen Fledermäusen. Dargestellt sind die interspezifische Variationsbreite innerhalb der Ausflugzeitgruppe, der Mittelwert der Gruppe und die Anzahl der jeweils einbezogenen Arten. Es wurden alle Arten berücksichtigt, von denen Angaben über Ohrlängen und Ausflugzeiten verfügbar waren. Die relativen Ohrlängen der spät ausfliegenden Arten (Ausflugzeitwert 3,5–4) sind von denen der früher fliegenden auf dem 0,001-Niveau (t-Test) verschieden

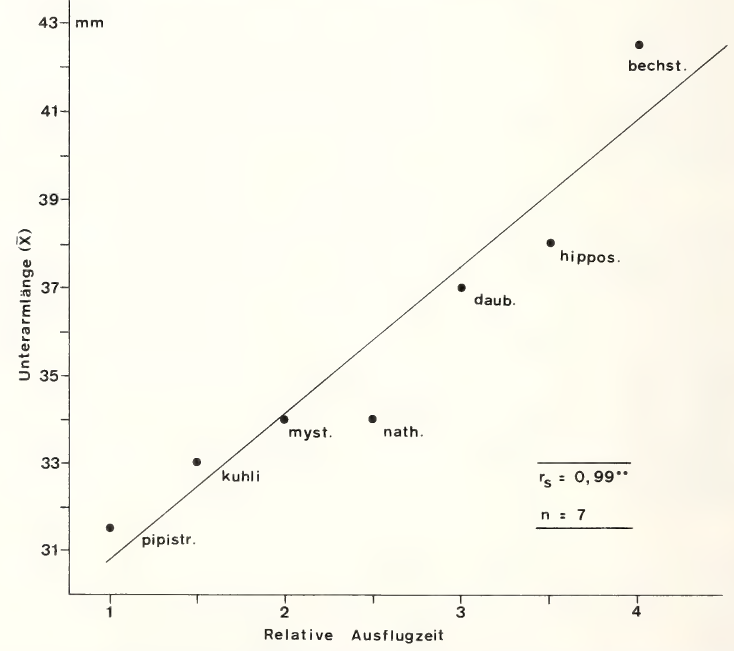


Abb. 2. Zusammenhang zwischen dem Mittelwert der Unterarmlänge der jeweils kleinsten zu einer bestimmten Zeit ausfliegenden Fledermausart und ihrer relativen Ausflugzeit

che Flugzeiten der jeweils bevorzugten Beuteinsekten zurückzuführen sein. Die mit zunehmender Dunkelheit ansteigende Mindestkörpergröße ausfliegender Arten steht vermutlich in Bezug zu einem zur Ausflugzeit günstigen Angebot an Beuteinsekten der jeweils optimalen Größe, denn die Nahrungsaufnahme dürfte (eine entsprechende Arthropodendichte vorausgesetzt) bei Beginn der Freßaktivität besonders intensiv sein. In diesem Zusammenhang ist folgende Beobachtung von KURTZE (1974: 302) bemerkenswert, die darauf hindeutet, daß früh ausfliegende Fledermausarten über ein reiches Angebot an kleinen Insekten verfügen können: „Die dämmerungsaktiven Ephemeroptera und Nematocera fliegen früher als die typischen nachtaktiven Lepidoptera und Trichoptera. Die übrigen Insekten ordnen sich zeitlich dazwischen ein."

Ko-Adaptationen zwischen morphologischen Merkmalen und der Quartierwahl

Relative Ohrlänge

Die Gruppe der langohrigen Vespertilioniden und Rhinolophiden umfaßt kaum typische Spaltenbewohner: Die betreffenden *Myotis-*, *Plecotus-* und *Rhinolophus*-Arten werden regelmäßig freihängend im Innern von Felshöhlen oder Gebäuden angetroffen (Tab.). Es ist denkbar, daß lange Ohren beim Beziehen von Fels- oder Holzspalten hinderlich wären und daß über die wenig isolierten Hautflächen großer Ohren zuviel Wärme an das umgebende Substrat abgegeben würde. Dies trifft z. T. auch auf die beiden *Plecotus*-Arten zu, die zwar in tiefer Lethargie ihre sehr großen Ohrmuscheln unter die Flügel schlagen, in der Tagesruhe jedoch häufig mit nur widderhornartig zurückgebogenen Ohren gefunden werden. Vermutlich birgt Langohrigkeit in Klimazonen mit kalten Wintern darüber hinaus die Gefahr von Erfrierungen, denn langohrige Arten überwintern in der Regel im ausgeglichenen Mikroklima von Felshöhlen oder vergleichbaren Quartieren.

Arten anderer Kleinsäugerordnungen, die ähnlich den spaltenbewohnenden Fledermäusen eine stark substratgebundene (hier: unterirdische) Lebensweise besitzen, sind ebenfalls relativ kurzohrig (Arvicolidae, *Citellus, Marmota*) oder haben ihre Ohrmuscheln sogar völlig reduziert (Talpidae, Spalacidae), während die mehr oberflächenaktiven Kleinsäuger (Muridae, Zapodidae, Gliridae, *Sciurus*) langohriger sind.

Ventralfarbe

Auch die Mehrzahl der ventral weißlich gefärbten Fledermausarten – hierzu zählen fast alle langohrigen Vespertilioniden (Tab.) – bezieht regelmäßig freihängend im Fels Quartier (VIERHAUS, briefl.). Es ist daher möglich, daß die weiße Ventralfärbung dieser Arten in hellen Höhleneingangsbereichen warmer Klimazonen als Gegenschattierung entstanden ist. Dies erklärt allerdings nicht, warum auch einige spaltenbewohnende Fledermausarten (z. B. *V. discolor*) weißbäuchig sind. Nicht auszuschließen ist deshalb, daß das weiße Ventralfell zumindest einiger Fledermausarten funktionslos ist und entweder ein historisches Relikt darstellt oder lediglich die Tatsache widerspiegelt, daß insbesondere bei spätfliegenden Arten keine Notwendigkeit einer Pigmentierung der Ventralseite besteht. Für eine kryptische Funktion weißen Ventralfells spricht allerdings, daß bei den übrigen europäischen Kleinsäugern gerade die vorwiegend unterirdisch aktiven ventral zumeist mehr oder weniger intensiv pigmentiert und die stärker oberflächenaktiven ventral eher weißlich sind.

Danksagung

Herrn Dr. H. VIERHAUS (Bad Sassendorf-Lohne) danke ich herzlich für ausführliche Diskussionen zu den verschiedenen Fassungen des Manuskripts und für seine wertvollen Anregungen sowie Herrn Prof. Dr. K. IMMELMANN (Universität Bielefeld) für seine freundliche Unterstützung.

Zusammenfassung

Diejenigen europäischen Fledermausarten, die eine weißliche Ventralseite aufweisen, beginnen ihren Jagdflug gewöhnlich nicht vor der späten Dämmerung. Langohrige Fledermäuse fliegen später aus als andere (t-Test***) und beziehen – ebenso wie weißbäuchige – häufiger freihängend im Fels Quartier; kurzohrige Arten werden eher in Spalten angetroffen. Kleine Fledermausarten fliegen relativ früh aus (r_s = 0,99**). Bei sehr früh fliegenden Arten sind Zwillingsgeburten nicht ungewöhnlich.

Es ist anzunehmen, daß eine frühe Ausflugzeit, bedingt durch Feinddruck, in der Regel die Evolution weißlicher Fellflächen verhindert. Weißliche Ventralfärbungen sind möglicherweise als Gegenschattierung für freihängende Fledermäuse entstanden. Das Feindrisiko dürfte zudem für langsam fliegende, substratablesende (langohrige) Arten bei noch gutem Licht besonders hoch sein. Kurzohrige Fledermäuse scheinen besser an eine spaltenbewohnende Lebensweise angepaßt zu sein als langohrige. In der frühen Dämmerung dürfte ein reiches Nahrungsangebot für kleine Fledermausarten bestehen. Zwillingsgeburten gleichen vermutlich die Verluste sehr früh fliegender Arten aus.

Literatur

Bell, G. P. (1982): Behavioral and ecological aspects of gleaning by a desert insectivorous bat, *Antrozous pallidus* (Chiroptera: Vespertilionidae). Behav. Ecol. Sociobiol. **10**, 217–223.
Kolb, A. (1958): Nahrung und Nahrungsaufnahme bei Fledermäusen. Z. Säugetierkunde **23**, 84–95.
Kurtze, W. (1974): Synökologische und experimentelle Untersuchungen zur Nachtaktivität von Insekten. Zool. Jb. Syst. **101**, 297–344.
Mueller, H. C. (1968): The role of vision in vespertilionid bats. Amer. Midland Nat. **79**, 524–525.
Natuschke, G. (1960): Heimische Fledermäuse. Wittenberg Lutherstadt: A. Ziemsen.
Portmann, A. (1956): Tarnung im Tierreich. Berlin, Göttingen, Heidelberg: J. Springer.
Ryberg, O. (1947): Studies on bats and bat parasites. Stockholm: Svensk Natur.
Stebbings, R. E. (1977): Order Chiroptera. In: The Handbook of British Mammals. Hrsg.: G. B. Corbet, H. N. Southern. Oxford, London, Edinburgh, Melbourne: Blackwell Scientific Publications.
Wroe, D. M.; Wroe, S. (1982): Observation of bobcat predation on bats. J. Mammalogy **63**, 682–683.

Anschrift des Verfassers: Karl-Hans Taake, Sieben Bauern 31, D-4950 Minden

Zur Evolution und Systematik der kleinen Wiesel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766)

Von F. Frank[1]

Eingang des Ms. 6. 3. 1985

Abstract

On the evolution and systematics of the weasels (Mustela nivalis L.)

In a crossbreeding of the German weasel and the Scandinavian pygmy weasel, the two types of pigmentation (fig. 1) proved to be caused by two alleles of a single gene, type II being dominant over type I. As the pigmentation types alone have no selective advantage, they are better phylogenetic criteria than the body size, which has a mainly adaptive character and above all is determined by the presence or absence of the competition by the stoat ("strategy of body size"). As the pigmentation type I coincides with that of the stoat, it is considered to be the more original one. This offers new aspects concerning the evolution of the weasels, because their different groups are characterized by their pigmentation type. As original are considered: first the *numidica*-group, relict-like distributed at the southwestern border of the European range, and secondly the *nivalis*-group ("pygmy weasels") specially adapted to snowy areas and distributed in the boreal and alpine zones of the whole Holarctic. The most recent one is the *boccamela-vulgaris*-group adapted to areas with little snow and distributed

[1] Diese Arbeit sei dem Andenken an Klaus Zimmermann gewidmet, der sie seinerzeit angeregt hat.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5004-0208 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 208–225

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

in the temperate and mediterranean Europe. The taxonomic consequences of these aspects and the open problems are discussed.

Einleitung

Trotz vielfacher Bearbeitung (u. a. CABRERA 1913, 1923, 1932; MILLER 1912; ALLEN 1933; OGNEW 1935; KURODA 1940; ZIMMERMANN 1943, 1953; ELLERMAN und MORRISON-SCOTT 1951; REICHSTEIN 1957; SIIVONEN 1967; HEPTNER und NAUMOW 1967; MAZAK 1970; NIETHAMMER 1973; CORBET 1978; STOLT 1979) ist die Systematik der kleinen Wiesel noch immer unbefriedigend. So konnte HEPTNER (1967) nur feststellen, daß die außergewöhnliche geographische Variabilität dieses kleinsten Carnivoren der Welt einen der interessantesten Fälle innerhalb der Mammalia darstelle, eine befriedigende systematische Gliederung bislang aber nicht möglich sei. Und auch CORBET (1978) spricht noch von beträchtlicher Ungewißheit bei den europäischen und mediterranen Wieseln.

Kurioserweise hat auch der Umstand, daß die neueren Bearbeiter von der früheren Annahme mehrerer Arten (darunter ein nordisch-alpines „Zwergwiesel", ein größeres im gemäßigten Eurasien verbreitetes „Mauswiesel" und noch größere west- und ostmediterrane Formen) abgerückt sind und alle rezenten Kleinwiesel einschließlich der nordamerikanischen für konspezifisch halten, die Dinge keineswegs vereinfacht, sondern eher kompliziert. Dies liegt vor allem daran, daß schon die Kriterien zur Abgrenzung der beschriebenen Formen umstritten sind, daß deren Verbreitung nur unzulänglich geklärt ist und daß sich über ihre Phylogenie bisher so gut wie nichts aussagen ließ.

Verwunderlich ist unter diesen Umständen, daß niemals der Versuch unternommen wurde, diese Unklarheiten durch das Kreuzungsexperiment zu erhellen, offensichtlich weil die Zucht von Wieseln immer für zu schwierig gehalten wurde. Für den Verfasser erwies sie sich auf der Basis einer großen Feldmauszucht (*Microtus arvalis* Pall.) als weitgehend unproblematisch. So konnte er 1964 auch eine Kreuzung von mitteleuropäischem „Mauswiesel" und skandinavischem „Zwergwiesel" in Angriff nehmen, die zur definitiven Klärung der lange umstrittenen Pigmentierungstypen und ihrer Vererbung führte und in Kombination mit inzwischen vorliegenden cytogenetischen Befunden (GRAFODATSKY et al. 1976, 1977; MANDAHL und FREDGA 1980; ZIMA und KRÁL 1984) nun erstmals einen fundierten Ansatz für phylogenetische Überlegungen bietet.

Die Hybridenzucht

Herkunft und Körpergröße der Ausgangstiere

Das Männchen stammte aus meiner Gefangenschaftszucht, deren Ursprungstiere der nordwestdeutschen Wieselpopulation im Raume Oldenburg (53° 09′/8° 13′) entnommen waren. Es war besonders großwüchsig und erreichte ein Maximalgewicht von 155 g (Zucht-Nummer 41).

Das Weibchen wurde im März 1963 bei Sämstad am Lysekil-Fjord (schwedische Westküste, 58° 24′/11° 35′) gefangen, und zwar im weißen Winterkleid. Es war erheblich zierlicher als nordwestdeutsche Wieselweibchen und wog anfangs kaum über 30 g. Da es danach noch 7¾ Jahre in Gefangenschaft lebte, dürfte es nicht vor dem Sommer 1962 zur Welt gekommen sein.

Die Pigmentierung der Tiere und ihre Intensität

Die Färbung der von mir gehaltenen Wiesel variierte zwischen einem hellen Zimtbraun (etwa eine Tonstufe heller als Ridgways Verona Brown XXIX mit Tendenz zu Fawn Color XL) und einem dunklen Schokoladenbraun (Mars Brown XV bis Warm Sepia XXIX). In

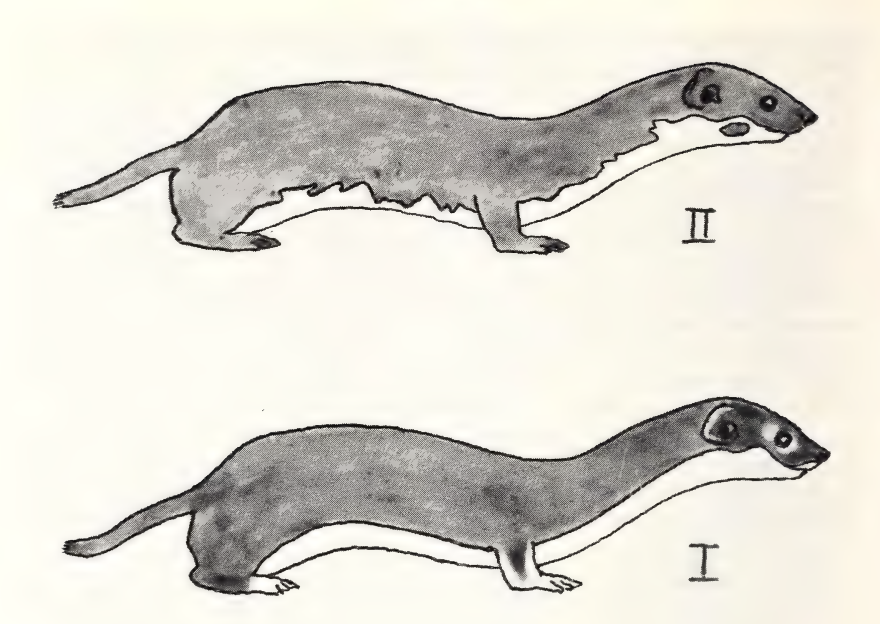


Abb. 1. Mustela nivalis. Die beiden Pigmentierungstypen. *Oben:* Typ II der *vulgaris*-Gruppe. *Unten:* Typ I der *nivalis*-Gruppe (Jugendkleid)

der nordwestdeutschen Ausgangspopulation traten beide Extreme in Erscheinung, auch im gleichen Wurf, so daß der wiederholt unternommene Versuch, sie zur Differentialdiagnose von Unterarten zu verwenden, nicht eben glücklich erscheint. Zudem hellt die individuelle Färbung mit zunehmendem Alter auf. Bei nicht umfärbenden Individuen ist sie im Winter dunkler als im Sommer, weil die winterlangen Deckhaare die weiße Unterwolle stärker abdecken. Während das Männchen 41 ziemlich hell gefärbt war, gehörte das schwedische Weibchen der dunklen Phase an.

Das Muster der Pigmentierung

Da sich die hier vorgelegten Überlegungen vor allem auf die Verbreitung und Vererbung der beiden beim Wiesel vorkommenden Pigmentierungstypen stützen werden, müssen diese zunächst präziser beschrieben werden als in den bisherigen Veröffentlichungen. Um eine Zuordnung zu bestimmten systematischen Gruppen zu vermeiden, wird dabei zwischen den Pigmentierungstypen I und II unterschieden (Abb. 1). Das Ausgangsweibchen meiner Hybridenzucht repräsentierte den Typ I (Abb. 2), das Männchen 41 den Typ II.

Grenzlinie zwischen pigmentiertem und unpigmentiertem Bereich

Typ I: sowohl am Hals wie am Rumpf gerade und allenfalls geringfügig und flachgerundet ausgebuchtet, niemals scharf gezackt oder zur Bauchmitte hin verschoben.

Typ II: sowohl am Hals wie am Rumpf unregelmäßig gezackt und mitunter so weit zur Bauchmitte hin verschoben, daß der unpigmentierte Bereich auf einen schmalen Streifen reduziert oder stellenweise ganz unterbrochen sein kann.

Dieses Merkmal ist spätestens vom 11. Lebenstage an erkennbar und unterliegt – ebenso wie die folgenden – im Laufe des ganzen Lebens keiner Veränderung mehr.



Abb. 2. Mustela nivalis. Das schwedische Ausgangsweibchen der Hybridenzucht nach dem Tode (Foto: F. FRANK)

Fleckung im unpigmentierten Bereich

Typ I: keine.

Typ II: stets ein paariger Backenfleck hinter den Mundwinkeln, dessen Fehlen mitunter nur dadurch vorgetäuscht wird, daß er besonders groß und weitgehend mit der Färbung des Oberkopfes verschmolzen ist. Außerdem treten dunkle Flecken unterschiedlicher Form und Größe ziemlich regelmäßig im Bereich des Kinns, des Halses, der Brust und des Bauches in Erscheinung.

Färbung von Extremitäten und Oberlippe

Typ I: Füße unpigmentiert. Das Weiß erstreckte sich bei allen Repräsentanten meiner Zucht am Vorderfuß von den Zehenspitzen bis über den Handrücken hinauf, am Hinterfuß nur bis auf den Handrücken. Darüber hinaus hatten diese Tiere eine vollständig weiße Oberlippe.

Typ II: Oberseite aller vier Extremitäten meist vollständig pigmentiert, d. h. bis zu den Krallen hinunter. In der nordwestdeutschen Population kommen aber nicht selten Exemplare mit weißen Vorderzehen vor, bei denen das Weiß dann auch fleckenhaft auf der Oberlippe in Erscheinung tritt. Beides ist offensichtlich gekoppelt und läßt sich durch Inzucht bis zu Exemplaren mit mehr oder weniger weißem Vorderhandrücken und ausgedehnterem Weiß auf der Oberlippe steigern, die mir in der nordwestdeutschen Freilandpopulation allerdings noch nicht begegnet sind. Bei keinem dieser Zuchttiere griff das Weiß jedoch auf die Hinterextremität über, deren Oberseite im Gegensatz zu Typ I ausnahmslos voll pigmentiert blieb.

Färbung der Ohrränder

Typ I: Alle Repräsentanten meiner Zucht hatten im Jugendkleid helle, ca. 2 mm breite, an das Hermelin erinnernde Ohrränder, die dann mit der Umfärbung ins Alterskleid dunkelten, also verschwanden.

Typ II: Ohrränder auch im Jugendkleid ausnahmslos voll pigmentiert.

Oberkopf-Fleckung

Typ I: Alle Repräsentanten meiner Zucht zeigten ebenso wie das schwedische Ausgangsweibchen fleckenhafte Aufhellungen im Orbital-Bereich, vor allem hinter den Augen.

Typ II: Oberkopf ausnahmslos einheitlich pigmentiert, ohne Aufhellungen.

Zum Verhalten der Ausgangstiere

Beim schwedischen Ausgangsweibchen traten trotz jahrelanger intensiver Beobachtung keine Unterschiede zu den nordwestdeutschen Wieseln in Erscheinung. Nur seine Lautäußerungen waren zarter und erinnerten mehr an die von juvenilen als von adulten norddeutschen Weibchen, wahrscheinlich infolge der geringeren Körpergröße. Dies hatte aber keinen Einfluß auf den sozialen Kontakt der Tiere, der sich in allem so normal vollzog, wie es innerhalb einer Art zu sein pflegt. Auch im Paarungsverhalten und bei der Kopula ergaben sich trotz des enormen Größenunterschiedes zwischen dem Schweden-Weibchen und den mit ihm verpaarten Männchen (Gewichtsverhältnis bis zu 1 zu 4) keinerlei Schwierigkeiten.

Die Zuchtergebnisse

Wegen Raumknappheit erfolgte nach dem ersten F_1-Wurf (6 Junge) sogleich die Rückkreuzung des schwedischen Ausgangsweibchens mit F_1-Männchen (24 Junge), danach seine Verpaarung mit aus der Rückkreuzung hervorgegangenen Männchen des Pigmentierungstyps I (12 Junge) sowie schließlich noch die Verpaarung von aus der Rückkreuzung hervorgegangenen Weibchen des Pigmentierungstyps I mit F_1-Männchen (9 Junge). Insgesamt erbrachte diese Kreuzungszucht somit 51 Hybriden, von denen überwiegend Balg- und Schädelpräparate angefertigt wurden, die sich nunmehr zusammen mit denen des schwedischen Ausgangs-Weibchens in der Sammlung des Museums Alexander Koenig in Bonn befinden.

Fertilität

Die offensichtlich uneingeschränkte Fertilität der Hybriden spricht ebenso für Konspezifität wie die identischen Karyotypen, die Mandahl und Fredga (1980) bei schwedischen Wieseln beider Pigmentierungs-Typen (bzw. Subspezies) fanden.

Die Vererbung der Körpergröße

Bei den von dem kleinen Schweden-Weibchen geborenen F_1-Hybriden zeigte sich ein deutlicher Heterosis-Effekt. Alle sechs Tiere, fünf Männchen und ein Weibchen, lagen im Maximalbereich der ohnehin großwüchsigen nordwestdeutschen Wiesel, denen sie ja auch in der Pigmentierung glichen. In den folgenden Generationen führte die starke Inzucht mit dem Schweden-Weibchen jedoch zu einer allgemeinen Größenabnahme der Hybriden. Dabei vererbte sich die Körpergröße unabhängig vom Pigmentierungstyp, so daß sowohl großwüchsige wie kleinwüchsige Exemplare beider Pigmentierungsgruppen auftraten und die Extrem- und Mittelwerte bei beiden Typen statistisch identisch waren. Dies entspricht genau den Verhältnissen, die Stolt (1979) für das mittelschwedische Vermischungsgebiet von nordischem „Zwergwiesel“ und südlichem „Mauswiesel“ ermittelte.

Die Vererbung des Pigmentierungs-Musters

Die vorher beschriebenen Pigmentierungsmerkmale spalteten nicht auf, sondern wurden gekoppelt vererbt. Auch intermediäre Pigmentierungs-Typen traten nicht in Erscheinung. Das Pigmentierungsmuster wird also von einem einzigen Gen mit zwei Allelen bestimmt.

Tabelle

***Mustela nivalis.* Vererbung der Pigmentierungs-Muster**

Eltern	Abkömmlinge Typ I (pp)	Typ II (Pp)	?
Typ I (pp) × Typ II (PP)	–	6	–
Typ I (pp) × Typ II (Pp)	16	14	3[1]
Typ I (pp) × Typ I (pp)	12	–	–

[1] Nach der Geburt gestorben.

Wie die Tab. zeigt, vererbt sich der Pigmentierungstyp I rezessiv gegenüber dem Typ II, so daß er in Mischpopulationen verhältnismäßig wenig in Erscheinung treten dürfe. Typ I läßt sich somit mit pp, Typ II mit PP und die F_1 mit Pp symbolisieren.

Wie bei der sicher polygenen Steuerung der Körpergröße und der monogenen Bestimmung des Pigmentierungsmusters zu erwarten, werden diese beiden Merkmale somit unabhängig voneinander vererbt. Dies bedeutet aber, daß Körpergröße und Pigmentierungstyp beliebig miteinander kombinierbar sind und das jeweils realisierte Ergebnis durch die Selektion bestimmt wird. Diese begünstigt nach allen vorliegenden Befunden im Norden des Verbreitungsgebietes kleinwüchsige und im Süden großwüchsige Wiesel.

Die Umfärbung ins Winterkleid

Das Ausgangsmännchen meiner Zucht entstammte einer Population, die auch in den härtesten Wintern nicht umfärbt, während der Fang des schwedischen Ausgangsweibchens im reinweißen Winterkleid die Zugehörigkeit zu einer regelmäßig umfärbenden Form belegte. Daß dieses Tier dann in Gefangenschaft nie mehr umfärbte, lag zweifellos daran, daß keine Auslösung durch eine hinreichende Temperatur-Erniedrigung stattfand. Auch Hermeline färben in Nordwestdeutschland nur in kalten Wintern um.

Die sechs F_1-Hybriden ließen ebensowenig Umfärbungs-Tendenz erkennen wie die aus der Rückkreuzung hervorgegangenen Individuen des Pigmentierungs-Typs II. Eines dieser Pp-Tiere blieb auch dann braun, als es längere Zeit bei 4 °C in der Klimakammer des Zoologischen Forschungsinstitutes Alexander Koenig in Bonn gehalten wurde. Es bekam sehr bald ein langhaariges Winterfell, das aber voll pigmentiert blieb (G. Niethammer in litt.).

Anders verhielten sich dagegen die pp-Tiere aus der Rückkreuzung. Sie bekamen während des Herbst-Haarwechsels schon bei normaler Zimmer-Temperatur weiße Schwanz- und Schnauzenspitzen. Als die Raum-Temperatur im November 1966 kurzfristig und im Oktober 1967 längere Zeit von 20° auf 14 °C abgesenkt wurde, färbten zwei pp-Weibchen von der Bauchseite her bis auf einen zentimeter-breiten Rückenstreifen bzw. geringe Pigmentreste auf dem Rücken ins weiße Winterkleid um (Abb. 3).

Der Pigmentierungs-Typ I (pp) meiner Zucht besaß also im Gegensatz zum Typ II die angeborene Bereitschaft, auf eine Temperatursenkung im Herbst mit einer Umfärbung ins weiße Winterkleid zu reagieren. Dieses Merkmal wurde ebenso wie der Pigmentierungtyp rezessiv vererbt und war offensichtlich mit ihm gekoppelt, da in dieser Hybridenzucht keine Aufspaltung erfolgte. Alle aus der Rückkreuzung hervorgegangenen Individuen des Typs II (PP) reagierten auf die gleiche und sogar noch stärkere Temperatursenkung, als sie bei Typ I das Weißwerden auslöste, nicht mit Umfärbung und auch nicht mit den geringsten Ansätzen dazu.

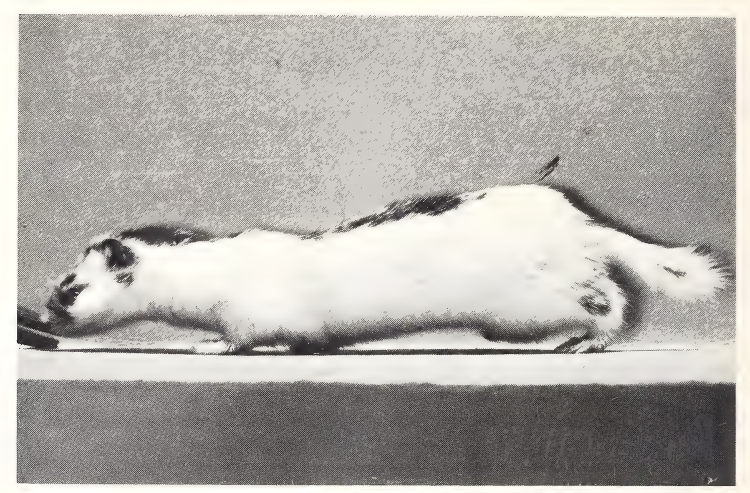


Abb. 3. Mustela nivalis. Typ I: Weibchen Nr. 82 aus der Rückkreuzung im unvollständigen Winterkleid. (Foto: F. Frank)

Die Bewertung der untersuchten Merkmale

Die Pigmentierungs-Typen und ihr Selektionswert

Die vorliegende Untersuchung hat die in der älteren Literatur vorherrschende Meinung, daß die Pigmentierung der Kleinwiesel innerhalb jeder Population beliebig und übergangslos variabel und damit diagnostisch bedeutungslos sei, endgültig widerlegt. Es existieren zwei klar voneinander abgegrenzte Pigmentierungstypen, von denen wir nunmehr wissen, daß sie auf Allelen ein und desselben Gens beruhen, wobei sich Typ II im Erbgang als dominant gegenüber Typ I verhält.

Der phylogenetische und systematische Wert dieser beiden Pigmentierungstypen ergibt sich daraus, daß sie sich geographisch ausschließen und nur in räumlich begrenzten Kontakt- bzw. Vermischungszonen nebeneinander vorkommen (z. B. nach Stolt zwischen dem 58. und 60. Breitengrad in Mittelschweden). Der Pigmentierungstyp I beherrscht das nordeuropäische, osteuropäisch-asiatische und nordamerikanische Verbreitungsgebiet, ist aber auch für die montanen Populationen Europas charakteristisch und auffallenderweise auch noch für Populationen, die am Südrand des europäischen Verbreitungsgebietes von Marokko bis Kreta leben. Im übrigen Europa ist bis nach Kleinasien der Pigmentierungstyp II verbreitet, der aber – worauf mich Reichstein hinwies – bemerkenswerterweise auch im Südosten des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes in Erscheinung tritt (Abb. 4).

Diese geographische Sonderung der beiden Pigmentierungstypen legt natürlich die Frage nach ihrem möglichen Selektionswert nahe. Da über ihre physiologischen Eigenschaften bzw. Reaktionsnormen nichts bekannt ist, läßt sich nur das äußere Erscheinungsbild im Sommerkleid prüfen. Darin verursachen die beiden Pigmentierungsmuster aber so geringfügige Unterschiede, daß sie für sich allein in den von Wieseln bewohnten Lebensräumen keinen unterschiedlichen Auslesewert haben dürften. Dies gilt auch für das beim Typ II nicht selten vorkommende, mehr oder weniger starke Übergreifen der Dorsal-Pigmentierung in den Ventralbereich; denn im Falle eines derartigen Selektionsvorteils wären sonst wenigstens in manchen Teilen des Verbreitungsgebietes Kleinwieselformen mit durchgehend pigmentierter Unterseite entstanden.

Daß unsere Frage bei Einbeziehung des Winterkleides einen ganz anderen Aspekt



Abb. 4. Mustela nivalis. Pigmentierungstyp II in der Subspezies *allegheniensis* Roads. (Foto: H. Reichstein)

bekommt, wird weiter unten erörtert. Da sich die heutige geographische Verteilung der beiden Pigmentierungstypen aber auch dann nicht rein klimatisch-adaptiv erklären läßt, muß sie primär historisch bedingt sein und damit einen höheren diagnostischen Stellenwert erhalten als die bisher immer als ausschlaggebend angesehene, aber weitgehend adaptive geographische Variabilität der Körpergröße. Damit stellt sich aber die neue Frage, welcher der beiden Pigmentierungstypen als der ursprünglichere anzusehen ist.

Der ursprüngliche Pigmentierungstyp

Innerhalb der Gattung *Mustela* kommt der Pigmentierungstyp II nur bei der Art *nivalis* vor, und das auch nur im kleineren Teil des Verbreitungsgebietes, während der Typ I nicht nur alle andern *nivalis*-Populationen charakterisiert, sondern auch die Art *erminea.* Darüber hinaus zeigt auch die Art *frenata* die Typ I bestimmende gerade Trennungslinie zwischen pigmentierter Oberseite und unpigmentierter Unterseite. Diese gerade Trennungslinie gilt bei Pigmentforschern als die ursprünglichere gegenüber der weiterentwikkelten Zickzack-Linie des Typs II. Meine hieraus abgeleitete Überzeugung, daß der Pigmentierungstyp I der ursprünglichere ist, sehe ich durch inzwischen veröffentlichte karyologische Befunde bestärkt.

Grafodatskij et al. (1976, 1977) haben gezeigt, daß der Karyotyp des Hermelins (2n = 44) der ursprünglichste in der Gattung *Mustela* ist (bei 7 untersuchten Arten), und daß sich der Karyotyp der Kleinwiesel (2n = 42) aus ihm durch Robertsonsche Fusion zweier akrozentrischer Chromosomen sowie durch Anlagerung umfassender Heterochromatinkomplexe an den kurzen Armen weiterer Chromosomenpaare entwickelt hat (Mandahl und Fredga 1980). Wenn *M. erminea* und *M. nivalis* damit von einem gemeinsamen, wahrscheinlich hermelinähnlichen Vorfahren abzuleiten sind, dann dürfte auch der beiden Arten gemeinsame Pigmentierungstyp I als der ursprünglichere anzusehen sein und der in der Gattung *Mustela* sonst nicht vorkommende Typ II als der weiter entwickelte. Dem in der Hybridenzucht ermittelten Erbgang zufolge ist er durch Mutation eines die Pigmentverteilung steuernden Gens entstanden und hat in bestimmten Teilen des Verbreitungsgebietes den ursprünglichen Typ I ersetzt. Damit ist aber sicher auch die Annahme

berechtigt, daß die nach Typ I pigmentierten Wiesel die phylogenetisch älteren und die nach Typ II pigmentierten die diesbezüglich jüngeren sind.

Die Umfärbung ins Winterkleid

Bei meinen Zuchttieren war dem Pigmentierungstyp I eindeutig die Fähigkeit zugeordnet, im Herbst bei sinkender Umwelttemperatur ins weiße Winterkleid zu wechseln, während der Pigmentierungstyp II auch bei Heterozygotie (Pp) unter den gleichen Bedingungen keinerlei Umfärbungstendenz erkennen ließ. Es lag also ganz offensichtlich eine genetische Koppelung beider Merkmalskomplexe vor, gesteuert offenbar durch das gleiche Gen, das auch die fünf verschiedenen Pigmentierungsmerkmale miteinander koppelt.

Mit diesem Zuchtergebnis ist natürlich noch nicht der Beweis erbracht, daß diese Merkmalskoppelung durchgängig ist und das Merkmal Umfärbung damit generell so verwertbar, daß alle im weißen Winterkleid angetroffenen Wiesel dem Pigmentierungstyp I zugeordnet werden können. Dafür scheint allerdings zu sprechen, daß dieser Typ in solchen Gebieten durch den Typ II ersetzt wurde, in denen Schneearmut ein Weißwerden unzweckmäßig, ja gefährlich machen würde.

Geklärt ist inzwischen, daß die zur Diskussion stehende Merkmalskoppelung bei den skandinavischen Wieseln beider Pigmentierungstypen vorliegt (Stolt 1979). Außerdem färben die nach Typ I gemusterten circumpolaren „Zwergwiesel" ausnahmslos um, während alle nach Typ II gefärbten west-, mittel- und südeuropäischen „Mauswiesel" dies nicht tun. Bemerkenswert ist, daß auch die im Südosten des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes vorkommenden Kleinwiesel vom Pigmentierungstyp II (wohl die Subspezies *allegheniensis* Rhoads, 1901) offensichtlich nicht umfärben, während dies bei den das übrige Nordamerika bewohnenden Artgenossen vom Pigmentierungstyp I bis hinunter nach Kansas (Andersen 1971) ausnahmslos der Fall zu sein scheint. Gesichert ist auch, daß ganz Mittel- und Ostasien bis zur südlichen Verbreitungsgrenze einheitlich von im Winter umfärbenden Wieseln des Pigmentierungstyps I bewohnt wird.

Auf der andern Seite färben aber die westmediterranen Wiesel vom Typ I (im folgenden als „*numidica*-Gruppe" bezeichnet) offensichtlich nicht um, und es besteht schon wegen der paläoklimatischen Verhältnisse Grund zu der Annahme, daß sie diese Fähigkeit auch nie besessen haben. Im ostmediterranen-vorderasiatischen Zwischenbereich soll es umgekehrt Populationen des Pigmentierungstyps II geben, in denen winterweiße Individuen nachgewiesen wurden. Die hierzu etwa aus der Osttürkei (Niethammer 1973) und Rumänien (Barbu 1968) vorliegenden Belege stammen allerdings aus Gebieten, in denen ich Populationen des Pigmentierungstyps I bzw. ähnlich wie in Mittelschweden Kontakt- bzw. Vermischungszonen zwischen südlichen Populationen des Pigmentierungstyps II und nordöstlichen des Typs I und damit die Zugehörigkeit der winterweißen Tiere zu letzterem vermuten würde. Definitives wird sich erst sagen lassen, wenn einwandfrei geklärt ist, daß es die Umfärbung auch in Gebieten gibt, in denen der Pigmentierungstyp I in der Sommerpopulation mit Sicherheit nicht vorkommt.

Daß dieser Typ im übrigen nur die Fähigkeit zum Umfärben ins weiße Winterkleid besitzt und deren Realisierung noch der Auslösung durch Umweltfaktoren, vor allem eine ausreichende Temperatursenkung erfordert, darf natürlich auch nicht vergessen werden. Wenn diese in milden Wintern ausbleibt, kann die Umfärbung ebenso unterbleiben wie beim Hermelin und auch der Pigmentierungstyp I im Winter braun bleiben. Er ist dann allerdings als solcher immer zu erkennen. Nach meiner Erfahrung mit den Zuchttieren ist die Auslösungbereitschaft bzw. -schwelle im übrigen individuell sehr unterschiedlich.

Die Körpergröße und ihre „Strategie“

Reichstein (1957) hat gezeigt, daß die bis dahin zur Differentialdiagnose der Kleinwieselformen und insbesondere von „Mauswiesel“ und „Zwergwiesel“ verwendeten metrischen und (für den Schädel) habituellen Merkmale so weitgehend mit der Körpergröße korreliert sind, daß es sich faktisch um einen einzigen Merkmalskomplex handelt und im Grunde nur die Körpergröße selbst als entscheidendes Kriterium übrigbleibt.

Nun unterliegt die Körpergröße der Kleinwiesel zumindest in Eurasien einer ausgeprägten, in diesem Ausmaß bei kaum einem andern Säugetier vorkommenden Variabilität, wobei vom Süden nach Norden, aber auch in den montanen Höhenlagen, ein drastisches Kleinerwerden zu registrieren ist. Deshalb gilt unser kleinster Carnivore seit jeher als eine der klassischen Ausnahmen von der Bergmann'schen Klimaregel (nicht dagegen mit seiner starken Schwanzverkürzung von der Allen'schen Regel!). Die naheliegende Erklärung dafür war, daß ein kleiner Mustelide unter der Dauerschneedecke des borealen und alpinen Klimabereiches erfolgreicher zu jagen vermöge als ein größerer. Doch kann dies nicht der einzige Grund der „Verzwergung“ sein, weil das Hermelin auch ohne diese im gleichen Lebensraum zu existieren vermag. Dieses jagt laut Nyholm (1959) in Finnland vorwiegend über dem Schnee, während das Wiesel seine Beute hauptsächlich unter der Schneedecke findet, wodurch sich für beide Arten unterschiedliche Nahrungsnischen ergeben.

Zweifellos gilt diese unterschiedliche Einnischung aber nicht nur für den Beuteerwerb im Winter, sondern auch für den Sommer, wie überhaupt Wiesel und Hermelin nur deswegen im gleichen Lebensraum zu koexistieren vermögen, weil sie dann ein unterschiedliches Beutespektrum haben. Historisch gesehen, konnte sich in den vom phylogenetisch älteren Hermelin bzw. dessen Vorgänger bewohnten Gebieten eine neuentstandene Wieselart nur bei Einnischung unterhalb der großen Art, also bei Verzwergung ansiedeln. Tatsächlich sind die Wiesel denn auch überall dort kleinwüchsig, wo sie mit dem Hermelin zusammen vorkommen, während sie dort, wo das Hermelin fehlt, großwüchsigere, bis zu hermelingroße Formen bilden.

Dieses Prinzip, die Koexistenz verwandter und im Nahrungserwerb ähnlicher Arten durch unterschiedliche Körpergröße und deren jeweilige Neuanpassung zu ermöglichen, scheint gerade in der Gattung *Mustela* so regelmäßig realisiert, daß Rosenzweig (1968) sehr treffend von einer „Strategy of Body Size“ spricht. Anders lassen sich z. B. die Größenverhältnisse der amerikanischen *Mustela*-Arten kaum erklären. Nach der Darstellung von Hall (1951) leben die beiden großen Arten *frenata* und *erminea* weitgehend allopatrisch. Wo sie zusammen vorkommen (z. B. in Rocky Mountains und Sierra Nevada) ist *erminea* extrem kleinwüchsig. Auf der anderen Seite kommen – genau wie in Eurasien – ein großwüchsiges Hermelin und ein „Zwergwiesel“ im größten Teil des nördlichen Nordamerika gemeinsam vor. Das Hermelin wird aber (wohl wegen der Konkurrenz zu *frenata*) nach Süden zu merklich kleiner. Wo sich beide Arten im Süden des Verbreitungsgebietes von *M. nivalis* größenmäßig nähern, kommt dann nach Hall entweder die eine oder die andere Art vor.

So sprechen die Verhältnisse sowohl in Eurasien wie in Amerika dafür, daß die Vermeidung von Konkurrenz innerhalb der Gattung *Mustela* vorwiegend durch unterschiedliche Körpergröße und damit unterschiedliche Nahrungsnischen geregelt wird und daß dieses Prinzip im Laufe klimatisch bedingter Arealverschiebungen immer wieder Neuanpassungen und damit Körpergrößenänderungen zur Folge hatte, die erklärlicherweise vornehmlich die körperlich schwächere der jeweils konkurrierenden Formen zu vollziehen hatte. Es scheint daher möglich, daß die auffällige Größenvariabilität gerade des kleinsten Musteliden Ausdruck einer selektiv erworbenen Plastizität in der Anpassung der Körpergröße an wechselhafte Umwelt- bzw. Konkurrenzbedingungen ist.

Die gleiche Strategie der Körpergröße bestimmt im übrigen ja auch das Größenverhältnis der Geschlechter bei den drei genannten *Mustela*-Arten *frenata, erminea* und *nivalis.*

Mit dem beträchtlichen Größen-Dimorphismus ist ganz sicher eine Spezialisierung der Geschlechter auf unterschiedlich große Beutetiere verbunden, wie sie ja auch bei vielen Greifvögeln (Accipitres) bekannt ist. Daß sich dieser sexuelle Größendimorphismus beim Wiesel (aber nicht beim Hermelin) nach Norden abschwächt und am geringsten bei den borealen „Zwergwieseln" ausgeprägt ist (REICHSTEIN 1957), hängt zweifellos mit dem durch die Konkurrenz mit dem Hermelin gegebenen Zwang zum subnivalen Beuteerwerb zusammen.

Daß im übrigen die für diese Art von Beuteerwerb benötigte Kleinheit, Schlankheit und Kurzhaarigkeit gerade, aber nicht nur in borealen und montanen Bereichen eine außergewöhnliche metabolische Belastung zur Folge hat (BROWN und LASIEWSKI 1972), soll hier wenigstens erwähnt werden. Nur wenige Kleinsäuger verenden in Lebendfallen so schnell wie Wieselweibchen.

Die vermutliche Evolution der Wiesel

Wir dürfen davon ausgehen, daß die Entwicklung von kleinwüchsigen Musteliden mit der enormen Entfaltung der Nagetiere während des Jungtertiärs und des Pleistozäns zusammenhängt. Diese schuf ein immer vielfältigeres und selbst während der Eiszeiten individuenreiches Angebot an kleinen Beutetieren, das geradezu zur Entstehung und Differenzierung kleiner Raubtierformen herausforderte. Abstammend vom oligozänen *Paleogale* erscheinen *Mustela*-Arten erstmals im Miozän (THENIUS 1980). Da in der europäischen Villafranchium-Fauna schon groß- und kleinwüchsige Wiesel zu unterscheiden sind (KURTÉN 1968), dürfte die entsprechende Aufspaltung bereits im Pliozän erfolgt sein. Wobei – wie es auch die Chromosomenforschung nahelegt – von einer großwüchsigen, hermelinähnlichen Form auszugehen sein dürfte.

Die *numidica*-Gruppe

Jener hermelinähnlichen Ausgangsform scheinen mir von den rezenten Kleinwieseln jene heute auf den Südrand des europäischen Verbreitungsgebietes (Nordwestafrika, Südspanien, Korsika, Sizilien (?), Peloponnes, Kreta) beschränkten Wiesel am ähnlichsten zu sein, die wegen ihrer Größe und Färbung vielfach dem Hermelin zugeordnet wurden und im folgenden als *numidica*-Gruppe bezeichnet werden (u. a. *numidica* Pucheran, 1855; *iberica* Barrett-Hamilton, 1900; *galinthias* Bate, 1906; *corsicanus* Cavazza, 1908). Sie sind neben ihrer Großwüchsigkeit durch den Pigmentierungstyp I und die Nichtumfärbung in ein weißes Winterkleid gekennzeichnet. Ihre heutige insulare Zersplitterung läßt darauf schließen, daß diese nach der hier vorgetragenen Hypothese älteste Wieselgruppe ursprünglich ein größeres und geschlossenes Verbreitungsgebiet innegehabt hat.

Ob dieses jemals bis zur Levante reichte, scheint mir ungewiß. Bei den zwei *boccamela*-großen libanesischen Nachweisen, die HARRISON und LEWIS (1964) veröffentlichten, ist die Pigmentierung nicht angegeben, bei einem sogar der Fundort ungewiß. TRISTRAMS alte Angabe (Mt. Tabor) ist dubios, weil es neuere Wieselnachweise aus Palästina trotz intensiver Nachsuche ebenso wenig gibt wie aus dem angrenzenden libanesischen Hermon-Gebiet (H. MENDELSSOHN, pers. Mitt.). Die Funde, die BOESSNECK (1977) aus Grabungsmaterial (vorwiegend aus der Römerzeit) vom östlichen Randgebirge des Jordangrabens (Tell Hesbon bei Madaba, Jordanien) beschrieben hat, fallen daher geographisch so aus dem Rahmen, daß man menschlichen Import in der Antike (siehe unten!) annehmen möchte.

Anders bewerte ich dagegen die eingehende Lebendbeobachtung eines auffallend großen, relativ langschwänzigen Wiesels mit eindeutiger *numidica*-Färbung, die BOESSNECK (1974) und VAN DEN DRIESCH 1973 bei Kayseri in der Zentraltürkei (2500 m über NN) machten und zu dem sie einen gleichartigen Balg aus der Gegend von Ankara in der

Zoologischen Staatssammlung in München fanden. Denn damit scheint mir immerhin die Frage aufgeworfen, ob es in der Türkei noch eine zur *numidica*-Gruppe gehörende Wieselpopulation gibt oder ob diese großwüchsigen Wiesel vom Pigmentierungstyp I zu einer in der Türkei zu erwartenden Mischpopulation von (westlicher) *boccamela*-Gruppe und (nordöstlicher) *nivalis*-Gruppe gehören.

Bei all dem ist in Rechnung zu stellen, daß sich die Verhältnisse im Mittelmeergebiet nicht zuletzt deshalb so schwer klären lassen, weil – worauf schon CORBET (1978) hingewiesen hat – hier beträchtliche menschliche Eingriffe erfolgt sind. Wiesel wurden in der Antike nämlich ganz allgemein zur Nagetierbekämpfung gehalten (KELLER 1909) und ganz sicher auch regelmäßig verfrachtet, vor allem in von ihnen noch unbesiedelte Gegenden wie z. B. auf Inseln. Welche der beiden mediterranen Gruppen dabei bevorzugt oder benachteiligt wurde, ob – wenn beide konspezifisch sind – eine Vermischung eintrat oder ob die nordmediterrane *boccamela* die ältere *numidica* trotz körperlicher Unterlegenheit teilweise verdrängt hat, dürfte heute kaum mehr zu klären sein.

Zu klären sein muß dagegen, ob die in sich sehr einheitliche *numidica*-Gruppe noch oder überhaupt konspezifisch mit den übrigen rezenten Kleinwieseln ist. Dafür spricht ihr reliktartiges, im allgemeinen allopatrisches Vorkommen, dagegen aber das angebliche Fehlen von Mischpopulationen in der zumindest auf der iberischen Halbinsel bestehenden Kontaktzone mit der jüngeren *boccamela-vulgaris*-Gruppe. CABRERA läßt beide Formen hier nebeneinander vorkommen; neuzeitlichere Feststellungen fehlen leider. Eine definitive Klärung ist am raschesten wohl von einer vergleichend-karyologischen und -serologischen Untersuchung der westmediterranen Wiesel zu erwarten, die darum dringend geboten erscheint. Die dabei zu prüfenden phylogenetischen Möglichkeiten sind in Abb. 5 skizziert. Bis zum Vorliegen solcher Untersuchungen würde ich dieser Gruppe eine Sonderstellung einräumen und für ihre Behandlung als selbständige Art *Mustela numidica* Pucheran, 1855, plädieren.

In diese Gruppe würde ich die ebenfalls großwüchsigen ägyptischen Wiesel (*subpalmata* Hemperich und Ehrenberg, 1833) wegen ihrer ganz anderen Pigmentierung (Typ II) nicht einbeziehen. Den von NIETHAMMER (1973) für denkbar gehaltenen Zusammenhang der *numidica*-Gruppe mit den ebenfalls großwüchsigen und nach Typ I pigmentierten Wieselformen am Südrand des asiatischen Verbreitungsgebietes möchte ich verneinen, weil sich diese Asiaten unmittelbar an das Verbreitungsgebiet der sibirischen „Zwergwiesel" (*nivalis*-Gruppe) anschließen und sich damit zwangloser von diesen ableiten lassen. Dafür spricht auch, daß sie im Gegensatz zur *numidica*-Gruppe im Winter ausnahmslos umfärben.

Die *nivalis*-Gruppe

Auch diese bei weitem größte und weitestverbereitete Kleinwiesel-Gruppe, die den ganzen Norden der Holarktis beherrschenden und dazu noch reliktartig in den eurasischen Montanbereichen vorkommenden „Zwergwiesel", weist sich durch den Pigmentierungstyp I als ursprünglich aus. Ihr Karyotyp leitet sich von dem des Hermelins ab, doch ist mangels entsprechender Untersuchung der *numidica*-Gruppe derzeit nicht zu entscheiden, ob die „Zwergwiesel" *erminea* oder *numidica* näherstehen bzw. sich von *erminea*- oder *numidica*-Vorfahren ableiten lassen. Im ersten Fall wäre die für diese Gruppe charakteristische Umfärbung ins weiße Winterkleid von den Vorfahren übernommen worden, im zweiten Fall selbständig in Anpassung an den Lebensraum erworben. Eine Reihe denkbarer phylogenetischer Möglichkeiten ist in Abb. 5 skizziert und weiter unten diskutiert. Das Entstehungsgebiet liegt auf jeden Fall in der westlichen Paläarktis, da kleinwüchsige Wiesel hier viel früher nachzuweisen sind (KURTÉN 1968) als in Nordamerika (KURTÉN und ANDERSON 1980). Zeitlich dürfte die Entstehung dieser Gruppe mit den im späten Pliozän beginnenden Abkühlungsphasen zusammenhängen, die auch die zur Speziation nötige geographische Isolation von der jeweiligen Stammform bewirkt haben dürften.

Das entscheidende Moment dieser Speziation war auf jeden Fall die Verzwergung und damit die Gewinnung der unterhalb des Hermelins noch unbesetzten Predatorennische, in der sich gerade im kühleren Klimabereich ein reiches Beuteangebot, vor allem mit den in voller Entfaltung begriffenen Microtinen, entwickelt hatte, das nun ganz systematisch auch unter der Dauerschneedecke borealer und montaner Bereiche genutzt werden konnte. Damit war gleichzeitig eine Carnivorenform entstanden, die ganz speziell an das Leben in schneereichen Gebieten angepaßt war. Da diese während des Pleistozäns die ganze nördliche Halbkugel einschließlich des heute gemäßigten Klimabereiches umspannten, konnte sich das „Zwergwiesel" über die ganze nördliche Holarktis ausbreiten. So war es auch typisch für die eisfrei gebliebenen Teile Europas.

Auf der anderen Seite hatte die Einpassung in diese Nische natürlich zur Folge, daß sich das Verbreitungsgebiet des „Zwergwiesels" mit der Änderung der klimatischen Verhältnisse nach dem Ende der letzten Eiszeit erheblich reduzieren mußte. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, daß der in Europa erfolgte Rückzug auf die verbliebenen schneereichen Gebiete des Nordens und Ostens sowie der höheren Gebirge auch dann stattgefunden hätte, wenn keine konkurrierende und dem Leben in schneeärmeren Gebieten besser angepaßte Kleinwieselform in Erscheinung getreten wäre.

Die *boccamela-vulgaris*-Gruppe

Diese Konkurrenzform zum „Zwergwiesel" dürfte während der Eiszeit in einem ostmediterranen Refugialgebiet enstanden sein. Ihre Abkunft von der ebenfalls mediterranen *numidica*-Gruppe ist zumindest zu diskutieren. Wahrscheinlicher ist wegen der weitgehend identischen Karyotypen beider Formen (Mandahl und Fredga 1980) derzeit allerdings die Entwicklung aus einer während einer Vereisungszeit nach Süden abgedrängten „Zwergwiesel"-Gruppe, welche die im wärmeren Klima nicht mehr begünstigte Fähigkeit zur Umfärbung in ein weißes Winterkleid verlor und bei diesem Mutationsschritt mehr zufällig auch das mit der Umfärbung gekoppelte Pigmentierungsmuster I durch ein neues vom Typ II ersetzte. Daß diese Entwicklung gleichzeitig zu *boccamela*-, ja *subpalmata*-großen Formen führte, hing zweifellos mit dem mediterranen Beutespektrum zusammen und weist im übrigen auf Abwesenheit des Hermelins bei der Entstehung dieser neuen Gruppe hin.

Als sich nach der letzten Vereisung das Klima erwärmte und das „Zwergwiesel" sich wahrscheinlich selber auf die verbleibenden schneereichen, d. h. im wesentlichen borealen und montanen Bereiche zurückzog, hat die durch den neuerworbenen Pigmentierungstyp II gekennzeichnete Kleinwieselform dann Mittel- und Westeuropa einschließlich der britischen Hauptinsel besiedelt, und zwar unter erneuter Reduzierung der Körpergröße. Die Ursache hierfür war zweifellos die gleiche, die zuvor zur Entstehung des Zwergwiesels geführt hatte, nämlich die Konkurrenz mit dem Hermelin, in dessen Verbreitungsgebiet das Vordringen in beiden Fällen erfolgte. Diese mittelgroße *vulgaris*-Gruppe geht in Südfrankreich und auf dem nördlichen Balkan kontinuierlich in die *boccamela*-Gruppe über und bildet mit der *nivalis*-Gruppe Kontakt- bzw. Mischzonen in Mittelschweden, am Nordrand der alpinen Gebirge, in der Übergangszone von Mittel- und Osteuropa sowie – wie schon erwähnt – in der Türkei.

Sehr bemerkenswert ist nun, daß phänotypisch offensichtlich ganz gleiche Wiesel auch im Südosten des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes leben. Sofern dies nicht auf einen europäischen Import zurückgehen sollte, müßte man die Möglichkeit ins Auge fassen, daß sich hier ganz unabhängig die gleiche Entwicklung wie in Europa vollzogen hätte, nämlich der Ersatz des mit Umfärbungsbereitschaft gekoppelten Pigmentierungstyps I durch den in diesem Klimabereich offensichtlich besser adaptierten Typ II, was einen in beiden Fällen identischen Mutationsschritt voraussetzen würde. Und dies wäre sicher so bemerkenswert, daß eine genaue Untersuchung besonders wünschenswert erscheinen muß (Abb. 4).

Mögliche Evolutions-Modelle

In Abb. 5 werden noch einmal die beim heutigen Wissensstand nächstliegenden Alternativen für den möglichen Entwicklungsverlauf bzw. die Verwandtschaftsverhältnisse der rezenten Wieselgruppen zur Diskussion gestellt, um die Weiterarbeit auf die entscheidenden Fragen zu lenken und damit planvoller zu gestalten. Am meisten Wahrscheinlichkeit dürfte derzeit Modell A besitzen, das lediglich einen zweimaligen Verlust der Umfärbungsbereitschaft (bei der *numidica-* und der *boccamela-vulgaris-*Gruppe) fordert und diesem Merkmal damit einen mehr adaptiv als historisch bedingten Charakter beimißt. Das gleiche gilt für die Variante B, die eine größere verwandtschaftliche Distanz zwischen der *numidica-* und der *nivalis-*Gruppe zum Ausdruck bringt, was auch für Modell C gilt, das dem Merkmal Umfärbung wieder eine größere phylogenetische Bedeutung verleiht. Die geringste Wahrscheinlichkeit besitzt nach heutigem Wissensstand Modell D, weil es die karyologische Identität von *nivalis-* und *vulgaris-*Gruppe außer acht läßt.

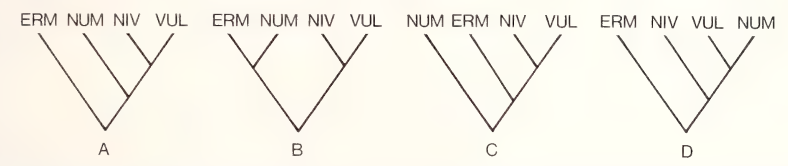


Abb. 5. Mustela nivalis. Modelle möglicher Verwandtschaftsverhältnisse der verschiedenen Gruppen. ERM = Hermelin, NUM = *numidica-*Gruppe, NIV = *nivalis-*Gruppe, VUL = *boccamela-vulgaris-*Gruppe

Nomenklatorische Folgerungen

Entsprechend den hier vorgelegten Untersuchungsergebnissen und Überlegungen wird im folgenden davon ausgegangen, daß dem nicht adaptiven Pigmentierungstyp und der Umfärbung in ein weißes Winterkleid eine größere taxonomische Bedeutung zukommt als der weitgehend adaptiven und von den jeweiligen Umweltbedingungen abhängigen Körpergröße sowie der schon innerhalb der gleichen Population sehr variablen Intensität der Dorsalfärbung.

Auch bei dieser Bewertung bestätigt sich, daß die meisten rezenten Kleinwiesel ungeachtet ihrer erheblichen, ja beinahe monströsen Größenunterschiede und über die gesamte Holarktis ausgedehnten Verbreitungsgebiete konspezifisch und der Art *Mustela nivalis* Linnaeus, 1766 zuzuordnen sind. Zweifel sind lediglich noch hinsichtlich der reliktartig am Südrand des europäischen Verbreitungsgebietes vorkommenden *numidica-*Gruppe möglich bzw. angebracht, die ich aus vorher erörterten Gründen solange als selbständige Spezies führen würde, wie nicht durch exakte Untersuchungen eine (noch bestehende) Konspezifität mit *nivalis* nachgewiesen worden ist. Aus dieser Sicht ergibt sich dann folgende taxonomische Gliederung der Kleinwiesel.

Mustela nivalis nivalis Linnaeus, 1766

Die Art wurde im weißen Winterkleid aus dem Bezirk Västerbotten im Nordosten Schwedens beschrieben. Beides spricht eindeutig für die aus der Bearbeitung schwedischen Museumsmaterials gezogene Folgerung von Stolt (1979), die dem Pigmentierungstyp I angehörenden nordskandinavischen „Zwergwiesel" unter dem Subspezies-Namen *nivalis* L. zu führen. Darüber hinaus muß dieser Name für sämtliche nordischen Wiesel der Holarktis gelten, die sich offensichtlich nicht von den skandinavischen unterscheiden. Die ihnen gegebenen Namen sind dementsprechend als Synonyme zu behandeln, was vor allem

für die nordamerikanische *rixosa* Bangs, 1896 und die nordostsibirische *pygmaea* Allen, 1903 gilt. Einzuziehen ist auch der ohnehin dubiose und auf die zwei verschiedenen skandinavischen Subspezies beziehbare Name *minor* Nilsson, 1820, vor allem aber auch die seit Zimmermann (1943) immer wieder für das „Zwergwiesel" in Anspruch genommene *minuta* Pomel, 1853, aus Frankreich beschrieben und nach dem Pigmentierungstyp (Wangen- und Bauch-Fleckung!) eindeutig besonders kleinwüchsige „Mauswiesel" betreffend und damit ein unbestreitbares Synonym zu *vulgaris* Erxleben.

Meines Erachtens müssen auch die als „Eiszeitrelikte" in den montanen Regionen Europas vorkommenden und im Winter weiß werdenden „Zwergwiesel" vom Pigmentierungstyp I unter dem Subspeziesnamen *nivalis* geführt und die ihnen gegebenen Sondernamen eingezogen werden, solange sich keine nennenswerten Unterschiede zu den nordischen „Zwergwieseln" nachweisen lassen. Kein Urteil kann ich mir darüber erlauben, wieweit die nicht wenigen aus dem Süden des osteuropäisch-asiatischen Verbreitungsgebietes beschriebenen Subspezies (und z. T. wohl sogar Spezies) valide sind, die sich – soweit aus der Literatur zu entnehmen – allein durch die Körpergröße, nicht jedoch durch den mit Umfärbung ins weiße Winterkleid gekoppelten Pigmentierungstyp (I) von der Nominatform unterscheiden.

Mustela nivalis vulgaris (Erxleben, 1777)

Alle den gemäßigten Klimabereich Europas von Schottland bis nach Osteuropa (exklusive) und von Mittelschweden bis zum Balkan (exklusive) bewohnenden mittelgroßen und im Winter nicht umfärbenden „Mauswiesel" vom Pigmentierungstyp II sind dieser aus Sachsen beschriebenen Subspezies zuzuordnen. Auch in diesem Teil des Verbreitungsgebietes sollten alle übrigen Subspeziesnamen als Synonyme eingezogen werden, da sie sich lediglich auf meist recht geringfügige Größenunterschiede oder eine auch innerhalb jeder Population vorkommende Nuancierung in der Färbungsintensität, nicht jedoch auf einen andern Pigmentierungs- oder Umfärbungstyp stützen.

Mustela nivalis boccamela (Bechstein, 1801)

Die zur gleichen, durch den Pigmentierungstyp II und Nichtumfärbung gekennzeichneten Kleinwieselgruppe gehörenden nord- und ostmediterranen Wiesel unterscheiden sich von der vorigen Unterart nur durch die Körpergröße, die allerdings nach Norden so kontinuierlich in die von *vulgaris* übergeht, daß eine praktikable Abgrenzung nicht bzw. lediglich statistisch in Extrem- und Mittelwerten möglich ist. Es wäre daher durchaus berechtigt, diese beiden Subspezies unter dem älteren Namen *vulgaris* zu vereinen. Dagegen spricht eigentlich nur, daß bei solcher nomenklatorischen Vereinfachung auch die heute geographisch isolierten, extrem großwüchsigen ägyptischen Wiesel einbezogen werden müßten, ganz abgesehen davon, daß die jüngste Kleinwieselgruppe im Verbreitungsgebiet von *boccamela* entstanden ist und dieser Tatbestand taxonomisch gewürdigt bleiben sollte. Wenn man *vulgaris* und *boccamela* allerdings als selbständige Subspezies beibehält, müssen auf jeden Fall alle von Nordspanien bis zu den Karpathen und zur Türkei beschriebenen Unterarten als Synonyme von *boccamela* eingezogen werden.

Mustela nivalis subpalmata (Hemprich und Ehrenberg, 1833)

Diese mit dem gleichen Pigmentierungs- und Umfärbungstyp zur gleichen Kleinwieselgruppe wie die beiden vorigen Subspezies gehörenden ägyptischen Wiesel sollten wegen ihrer extremen, mit der Größe der hier bevorzugten Beutetiere (vor allem *Rattus*) zusammenhängenden Körpergröße und heutigen geographischen Isolation als eigenständige Subspezies gewertet bleiben. Ich halte es im übrigen nicht für ausgeschlossen, daß dieses

isolierte ägyptische Vorkommen auf Import durch den Menschen beruht. Das *(boccamela)* Wiesel wurde im Altertum überall als Mäusejäger geschätzt und ganz wie die später eingeführte Hauskatze freilaufend in den menschlichen Anwesen gehalten (Keller 1909). Und es ist natürlich auffallend, daß die ägyptischen Wiesel anders als alle übrigen Populationen der Art ganz an den menschlichen Siedlungsbereich gebunden zu sein scheinen und selbst in den Großstadthäusern aus- und einlaufen. Daß diese synanthropen Tiere besonders großwüchsig wurden, wäre plausibel, ebenso daß sie durch die das Land begrenzenden Wüstengebiete an der Ausbreitung und an dem Kontakt mit den anderen mediterranen Wieselpopulationen gehindert waren.

Mustela nivalis allegheniensis (Roads, 1901)

Wenn sich herausstellen sollte, daß die im Südosten des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes lebenden, nicht umfärbenden und nach Typ II pigmentierten Kleinwiesel nicht auf europäische *vulgaris*-Importe zurückgehen, sondern eine autochthone Neubildung darstellen, würde diese Subspezies natürlich besonderes wissenschaftliches Interesse bekommen.

Mustela numidica Pucheran, 1855

Wenn diese nach der hier vertretenen Auffassung phylogenetisch ältesten Kleinwiesel aus den vorher erörterten Gründen vorerst als selbständige Art behandelt werden, bleibt zu entscheiden, ob die zweifelsfrei zu ihr gehörenden südspanischen, korsischen, kretischen etc. Populationen, die sich allenfalls durch ihre Körpergröße voneinander unterscheiden, wegen ihrer jeweiligen geographischen Isolation als selbständige Subspezies, also *Mustela numidica numidica, M. n. iberica, M. n. galinthias* usw., beibehalten werden sollen. Dies wäre ohnehin kaum möglich, wenn die *numidica*-Gruppe als Unterart von *Mustela nivalis* eingestuft würde.

Die Terminologie der Pigmentierungs-Typen

Die vorstehenden Ergebnisse erfordern schließlich auch eine neue terminologische Behandlung der beiden Pigmentierungstypen, die bisher – sofern überhaupt für wesentlich gehalten – als „*minuta*-Typ“ für den Typ I und „*nivalis*-Typ“ für den Typ II bezeichnet wurden (zuletzt von Niethammer 1973). Beides ist irreführend, weil sich die Pomel'sche Beschreibung von *minuta* ganz eindeutig auf den Typ II mit Backen- und Unterseiten-Fleckung bezieht und des Linnaeus' Beschreibung von *nivalis* ebenso eindeutig auf den Typ I. Sofern eine Identifizierung der Pigmentierungstypen mit systematischen Kategorien überhaupt für zweckmäßig gehalten wird, muß der Typ I nunmehr als „*nivalis*-Typ“ und der Typ II als „*vulgaris*-Typ“ bezeichnet werden.

Vordringlich zu klärende Sachverhalte

Die in diesem Versuch eines neuen Ansatzes zur Klärung der Kleinwieselsystematik angestellten Überlegungen lassen die Klärung folgender Fragen als besonders lohnend erscheinen.

1. Die Überprüfung von Alter und Spezifität der *numidica*-Gruppe durch karyologische und serologische Untersuchungen sowie genaue Feststellungen zur gegenwärtigen Verbreitung und taxonomischen Gliederung dieser Gruppe. Gewissen Aufschluß könnte auch schon die Klärung der Frage bringen, ob die nordiberische *Mustela nivalis boccamela* und die südiberische *Mustela numidica iberica* irgendwo in Spanien sympatrisch vorkommen oder allopatrisch mit einer Vermischungszone in Mittelspanien.

2. Entsprechende Klärung der verwandtschaftlichen Beziehungen der ägyptischen Wiesel.
3. Systematische Überarbeitung der (von der Türkei an) am Südrand des osteuropäisch-asiatischen Verbreitungsgebietes lebenden Wiesel unter den nunmehrigen phylogenetischen Aspekten.
4. Der Ursprung der nach Typ II pigmentierten und nicht umfärbenden Wiesel am Südostrand des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes (autochthon oder importiert?).
5. Gibt es irgendwo eindeutig nach Typ II pigmentierte Kleinwiesel, die in ein weißes Winterkleid umfärben?

Danksagung

Herrn Prof. Dr. Jochen Niethammer danke ich für die kritische Durchsicht des Manuskriptes und für anregende Diskussion, Herrn Dr. H. Reichstein für Überlassung der Abbildung 4.

Zusammenfassung

Nordisches „Zwergwiesel" und mitteleuropäisches „Mauswiesel" repräsentieren zwei aus jeweils fünf gekoppelt vererbten Einzelmerkmalen bestehende Pigmentierungstypen, die auf Allelen eines einzigen Gens beruhen. Der durch gerade Seitenlinie charakterisierte Typ I wird rezessiv gegenüber dem durch gezackte Seitenlinie gekennzeichneten Typ II vererbt. Typ I ist mit der Fähigkeit zur Umfärbung in ein weißes Winterkleid ausgestattet, die dem Typ II nach bisherigen Erkenntnisstand fehlt.

Da diese beiden Typen an sich keinen Selektionswert besitzen, aber gruppentypisch sind, haben sie einen ungleich höheren phylogenetischen Aussagewert als die sehr unterschiedliche und darum bisher als taxonomisches Kriterium bevorzugte, tatsächlich aber weitgehend adaptive Körpergröße. Diese ist einmal von der Größe der im jeweiligen Verbreitungsgebiet bevorzugten Beutetiere, vor allem aber vom Vorhandensein oder Nichtvorhandensein des Hermelins abhängig, mit dem Koexistenz nur durch „Verzwergung" möglich ist („strategy of body size").

Da die Kleinwiesel nach dem karyologischen Befund vom Hermelin bzw. dessen Vorfahren abzuleiten sind, wird der dieser Art entsprechende Pigmentierungstyp I als der ursprünglichere und der Typ II als sekundär mutiert angesehen. Hieraus lassen sich folgende Überlegungen zur Evolution der Kleinwiesel ableiten.

Vom Pigmentierungstyp und der geographischen Verbreitung her lassen sich drei in sich einheitliche Gruppen unterscheiden. Die phylogenetisch älteste könnte die heute reliktartig auf den Südwestrand des europäischen Verbreitungsgebietes beschränkte großwüchsige *numidica*-Gruppe sein, die vielleicht sogar Speziescharakter hat. Ursprünglich ist auch die *nivalis*-Gruppe, die mit Verzwergung (subnivaler Beuteerwerb) und weißem Winterkleid speziell an schneereiche Gebiete angepaßt ist und heute die borealen und alpinen Gebiete der gesamten Holarktis beherrscht. Phylogenetisch jung ist dagegen die durch den neuerworbenen Pigmentierungstyp II gekennzeichnete *boccamela-vulgaris*-Gruppe, welche das gemäßigte und mediterrane Europa bewohnt und ein phänotypisches Pendant am Südostrand des nordamerikanischen Verbreitungsgebietes besitzt.

Da die meisten der zahlreichen Wiesel-Unterarten nur auf Grund von häufig minimalen und nur statistisch ausdrückbaren Größenunterschieden beschrieben wurden, ist mit der Abwertung des überwiegend adaptiven Merkmals Körpergröße eine drastische Reduzierung des bisherigen Formen-Wirrwarrs möglich. Begründete Vorschläge dafür werden vorgetragen.

Literatur

Allen, G. M. (1933): The Least Weasel a circumboreal species. J. Mammalogy **14,** 316–319.

Andersen, K. W. (1971): Recent records of *Mustela nivalis* from Kansas. Transact. Kansas Acad. Science **73,** 404–405.

Barbu, P. (1968): Systématique et écologie de la belette *Mustela nivalis* L. provenant de quelques forêts des districts D'ilfov et de Prahova-Roumanie. Trav. Mus. Hist. Nat. "gr. Antipa" **8,** 991–1002.

Boessneck, J. (1974): Eine vergleichende Dokumentation subfossiler Wieselfunde aus Anatolien. Säugetierkdl. Mitt. **22,** 304–313.

— (1977): Funde vom Mauswiesel, *Mustela nivalis* Linné, 1766 auf dem Tell Hesbon, Jordanien. Säugetierkdl. Mitt. **25,** 44–48.

Brown, J. H.; Lasiewski, R. C. (1972): Metabolism of Weasels: The cost of being long and thin. Ecology **53,** 939–943.

Cabrera, A. (1913): Sobre algunas formas del genero *Mustela.* Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat. **13,** 391–428.

— (1923): Sobre algunas formas del genero *Mustela.* Bol. Real. Soc. Esp. Hist. Nat. **23,** 23.

— (1932): Los mammiferos de Marruecos. Trab. Mus. nac. Sc. nat. Madr. Ser. zool. **57**, 1–361.
CORBET, C. B. (1978): The mammals of the Palaearctic Region: a taxonomic review. London, Ithaca: Cornell Unio. Press.
ELLERMAN, J. R.; MORISON-SCOTT, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. London.
GRAFODATSKIJ, A. S.; VOLOBUJEV, V. T.; TERNOVSKIJ, D. V.; RADUHABLI, S. I. (1976): G-banding of the chromosomes in seven species of Mustelidae (Carnivora). Zool. J. **55**, 1704–1709.
GRAFODATSKIJ, A. S.; TERNOVSKIJ, D. V.; ISAJENKO, A. A.; RADZHABLI, S. I. (1977): Constitutive heterochromatin and DNA content in some Mustelids (Mustelidae, Carnivora). Genetika **13**, 2123–2128.
HALL, E. R. (1951): American Weasels. Univ. Kansas Publ. Mus. Nat. Hist. **4**, 1–466.
HARRISON, D. L.; LEWIS, R. E. (1964): A note on the occurrence of the weasel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766) (Carnivora: Mustelidae) in Lebanon. Z. Säugetierkunde **29**, 179–181.
HEPTNER, W. G.; NAUMOW, N. P. (1967): Die Säugetiere der Sowjetunion. Bd. 2. Moskau. (Russ.).
KELLER, O. (1909): Die antike Tierwelt. Bd. 1, 164–171. Leipzig.
KURODA, N. (1940): A monograph of the Japanese Mammals. Tokyo, Osaka.
KURTÉN, B. (1968): Pleistocene Mammals of Europa. Chicago: Aldine.
KURTÉN, B.; ANDERSON, E. (1980): Pleistocene Mammals of North Amerikca. New York: Col. Univ. Press.
MANDAHL, N.; FREDGA, K. (1980): A comparative chromosome study by means of G-, C-, and NOR-bandings of the weasel, the pygmy weasel and the stoat (*Mustela*, Carnivora, Mammalia). Hereditas **93**, 75–83.
MAZAK, V. (1970): Comments on the problem of *Mustela minuta*. Lynx **11**, 40–44. (Tschechisch mit englischer Zusammenfassung).
MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. London.
NIETHAMMER, J. (1973): Das Mauswiesel *(Mustela nivalis)* in Afghanistan. Bonn. Zool. Beitr. **24**, 1–6.
NYHOLM, E. S. (1959): Hermelin und Wiesel und ihr Winterbiotop. Suomen Riista **13**, 106–116. (Finnisch).
OGNEW, S. I. (1935): Die Säugetiere der UdSSR und der Nachbarländer. Moskau-Leningrad. (Russisch).
REICHSTEIN, H. (1957): Schädelvariabilität europäischer Mauswiesel (*Mustela nivalis* L.) und Hermeline (*Mustela erminea* L.) in Beziehung zu Verbreitung und Geschlecht. Z. Säugetierkunde **22**, 151–182.
ROSENZWEIG, M. L. (1968): The Strategy of Body Size in Mammalian Carnivores. Am. Midl. Nat. **80**, 299–315.
SIIVONEN, L. (1967): Die nordischen Säugetiere. Helsinki. (Finnisch).
STOLT, B.-O. (1979): Colour Pattern and Size Variation of the Weasel in Sweden. Zoon **7**, 55–61.
THENIUS, E. (1980): Grundzüge der Faunen- und Verbreitungsgeschichte der Säugetiere. Stuttgart-New York: Gustav Fischer.
ZIMA, J.; KRÁL, B. (1984): Karyotypes of European Mammals III. Acta Sc. Nat. Brno **18**, 1–51.
ZIMMERMANN, K. (1943): Zur Kenntnis deutscher Maus- und Zwerg-Wiesel. Z. Säugetierkunde **15**, 289–298.
— (1953): Die Carnivora von Kreta. Z. Säugetierkunde **17**, 58–65.

Anschrift des Verfassers: Dr. FRITZ FRANK, Hohlweg 14, D-7022 Echterdingen 3

Food habits and trophic niche overlap of the Badger (*Meles meles* L.) and the Red fox (*Vulpes vulpes* L.) in a Mediterranean coastal area[1]

By Barbara Ciampalini and S. Lovari

Dipartimento di Biologia Ambientale dell'Università di Siena and Istituto di Zoologia dell'Università di Parma, Italia

Receipt of Ms. 5. 11. 1984

Abstract

Studied the diets of badgers (*Meles meles*) and red foxes (*Vulpes vulpes*) in a coastal area of West-central Italy, using faecal analysis, throughout a year. Both volume and frequency of occurrence of different foods were quantified. Arthropods were the staple of both species in spring and summer, whereas fruits were the most important resource in autumn and winter. The diet overlap of badgers and foxes proved very extensive, in spite of minor differentiating details.

Introduction

While there is a wealth of information on the food habits of badgers and foxes in North and Central Europe (Badgers: e.g. Andersen 1955; Skoog 1970; Kruuk and Parish 1981; Foxes: e.g. Englund 1965; Goszczynsky 1974; Matejka et al. 1977), little is known of their diets in the Mediterranean area. The only available data on badgers come from studies carried out in mountain ranges (Ibañez and Ibañez 1980; Kruuk and de Kock 1981), where environmental conditions tend to be comparable with those at higher latitudes. Nothing at all has been published on lowland badgers. Yet it is where the warmer climate occurs and there is a richer variety of potential food resources, i.e. in Mediterranean lowlands, that the greatest diet differences may be expected because of the basically distinct environmental features. One could also expect that, in an area with many different, potential foods available throughout the year, the feeding habits of a "specialist" species may be more likely to shift towards the exploitation of different resources seasonally available, and vice versa. In fact, while the Red fox has been usually reported as a "generalist" species (cf. the above mentioned authors), i.e. with broad food preferences, the badger has recently been defined as basically an earthworm specialist which occasionally makes use of opportunities provided by the availability of other foods (Kruuk and Parish 1981). Furthermore, Brown (1983) suggested that the abundance of earthworms may limit the badger numbers in some areas of North-east Scotland. On the other hand, Mouchés (1981) reported from West France that badgers feed upon a wide range of food items, yet he also comfirmed their definite seasonal preference for earthworms.

As to the fox, there are only a few published studies on its food habits in Southern Europe, and again nearly all are concerned with mountain areas: the Western Sierra Morena (Amores 1975) and the Western Cordillera Cantabrica (Braña and del Campo

[1] Research supported by the Maremma Natural Park Administration and by a contribution from the Italian Ministry of Education.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5004-0226 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 226–234

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

1980) in Spain, as well as the Western Alps (LEINATI et al. 1960) in Italy. Just one report, relevant to the months of January, February and March only, is available for the Mediterranean lowlands (POZIO and GRADONI 1981).

Finally, no study has been produced so far to assess and to measure the overlap of exploitation of food resources in foxes and badgers in the same area. Yet, the trophic niche differentiation of these similar-sized carnivores may be an important factor to allow the survival of both species where they live in sympatry.

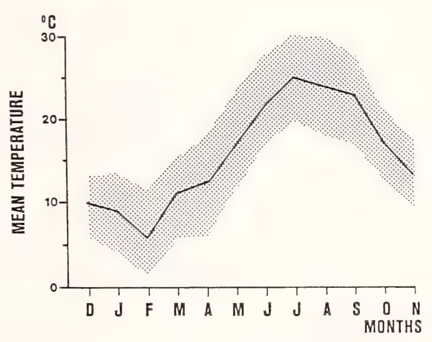
The aims of our study were to determine qualitatively and quantitatively the food habits of the badger and the fox in a lowland, Mediterranean area, to evaluate the extent of the trophic niche overlap of these species, and to assess whether the feeding specialisation of the badger as an earthworm predator is still maintained in an area where presumably many different food resources are seasonally available.

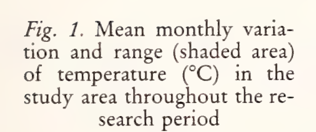
Material and methods

Between April 1982 and April 1983 a total of 188 scats of badgers (sample size: D–J, N=47, F–M, N=30; A–M, N=19; J–J, N=18; A–S, N=36; O–N, N=38) was collected in successive visits, every fortnight, from the characteristic "latrines" distributed along a fixed 6-km itinerary throughout our study area. While searching for badger faeces, we also collected 208 fox scats (sample size: D–J, N=40; F–M, N=42; A–M, N=17; J–J, N=28, A–S, N=40; O–N, N=41). The excrements were stored in polythene bags and deep-frozen, to be thawed later on and analysed as described in KRUUK and PARISH (1981). Each sample was washed in a tea-sieve, 1.3 mm mesh, and the sediment in the rinsing water was searched under a binocular microscope to detect the occurrence of earthworm chaetae. Then, the washed sample was inspected in a large dish and the total numbers of each kind of food were counted and/or estimated. The relative volume of each kind of food, estimated by eye, was scored for each sample on a seven point scale and the mean values of these seven categories were used in the final evaluation of the ingested volume. Relevant details are given in KRUUK and PARISH (1981).

Data were worked out as 1. frequency of occurrence; 2. estimated volume of each food category whenever it was eaten (cf. KRUUK and PARISH 1981; KRUUK and DE KOCK 1981).

Correlations between temperature (Fig. 1) and occurrence of each food item in the diet were tested using the Spearman rank correlation coefficient (SIEGEL 1956).




Fig. 1. Mean monthly variation and range (shaded area) of temperature (°C) in the study area throughout the research period

Study area

Our study area lay at sea-level in the Maremma Natural Park, Grosseto county, along the Thyrrenean coastline, Central Italy (42°39′ N/11°05′ E). Our itinerary passed through, or near, all the main vegetation types of the Mediterranean coast: meadows, maquis, pine woods and wetland. No shooting and no use of pesticides were allowed in the park, so that animals could feed whenever they wished and the Arthropods were naturally abundant. For a description of the vegetation and geo-morphology of the area, see ARRIGONI et al. (1976).

Results

Badger

Fig. 2 shows the frequency of occurrence (%) of seventeen main food categories throughout the year. Large Lamellicornia beetles (Scarabaeidae: *Geotrupes* spp., Melolonthinae, Cetoniinae, etc.) were very important items of the diet at all times of year: as larvae, especially from February (included) to June; as adults, mainly from June (included) to December. Other arthropods proved also to be important temporary food resources: grasshoppers appeared at a high percentage from June to October, whereas caterpillars were abundant in the diet in late winter and spring. On the whole, the occurrence of earthworm chaetae was fairly rare and these worms could hardly be considered a major food resource in our study area. The occurrence of adult Lamellicornia, Orthoptera and other Arthropoda in scats was directly correlated with temperature.

While blackberries (*Rubus* sp.), fruits of the strawberry tree (*Arbutus unedo*) and others were usually taken in short periods of the year, when ripe, the berries of *Juniperus macrocarpa* were the staple food during all the autumn and winter months, and they were also taken – although more rarely – in spring and summer.

Fig. 3 shows the frequency of occurrence and relative volume of food categories in samples pooled over the whole year. We found it somewhat hard to estimate objectively, by eye, the relative volume of some foods (e.g. vertebrates, other plant material). So, we feel that such data should be interpreted with caution,

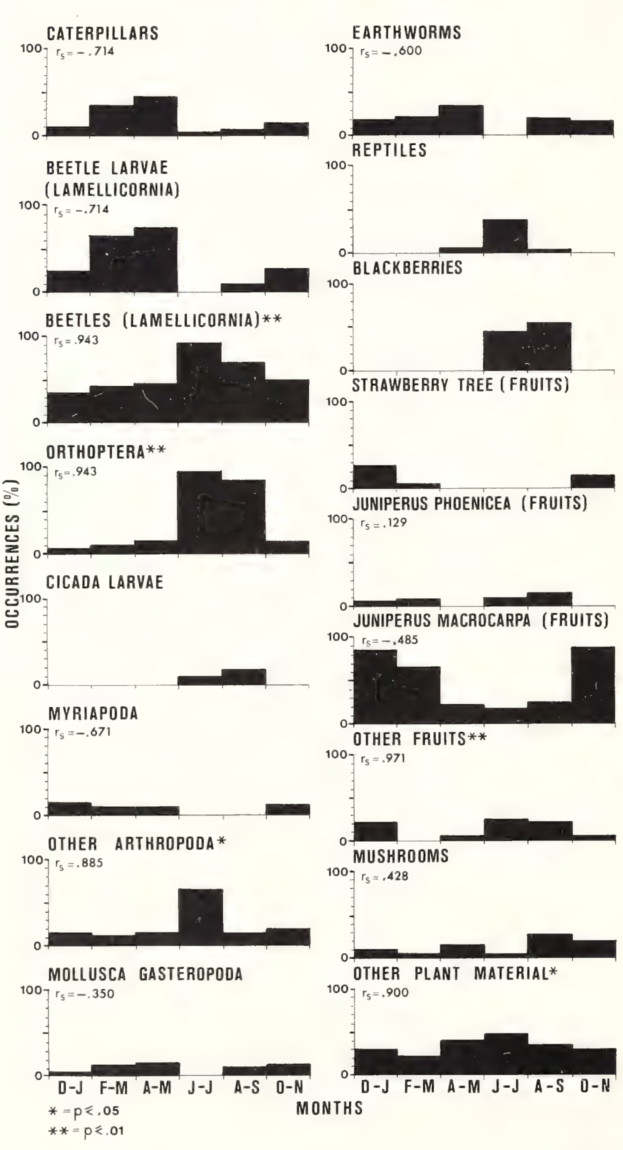


Fig. 2. Percentage of occurrences of food categories in the badger diet over a year. Correlation values refer to mean temperature

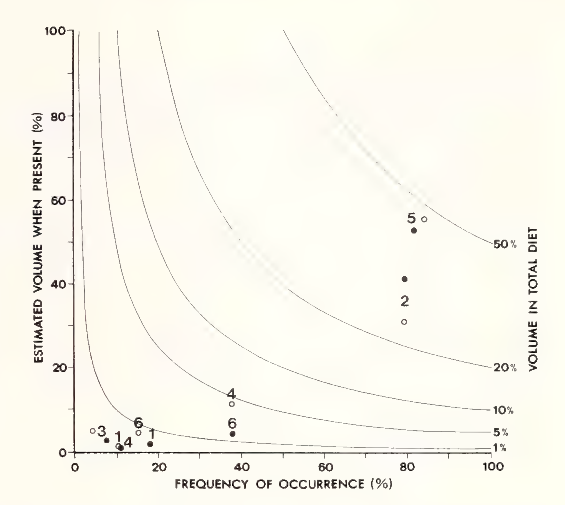


Fig. 3. Estimated volume of badger (solid circles) and fox (open circles) food categories, whenever eaten, versus their frequency of occurrence. Isopleths connect points of equal relative volume in the overall diet. Annual data. 1 = Earthworms; 2 = Arthropods; 3 = Other Invertebrates; 4 = Vertebrates; 5 = Fruits; 6 = Other Plant Material

especially with regard to the less common kinds of food. Some minor components of the diet, from grass to plastics, were not plotted in the diagram as, although sometimes they provided bulk, they were likely to have been swallowed while feeding on other food items. In spite of such limitations, these data provide an approximate, but still useful idea of the importance of the major diet components.

Over the whole year, fruits and arthropods were the most important food categories, both lying between the 25 % and 45 % isopleths in Fig. 3. In spring (Table 1) arthropods were by far the major food resource while in summer fruits began to grow in importance until they took the lead in autumn and winter.

Fox

Fig. 4 shows that the berries of *Juniperus macrocarpa* were the staple diet of the fox throughout the whole year with a relative fall in the summer months. The use of such berries proved to be inversely associated with temperature. The same correlation was also found for pine seeds. Mammals (mostly rodents, 38–40 %), caterpillars (12.2–40 %) and earthworms (20–26 %) were eaten mainly in winter and spring, whereas the numbers of grasshoppers built up greatly in the summer months and their occurrence in scats was directly correlated with temperature. Other important summer foods were medium and large-sized beetles (chiefly Scarabaeidae) and, in late summer, also blackberries (5.9 % in July; 40.9 % in August; 22.2 % in September) and berries of *Juniperus phoenicea* (35 %). Beetle larvae kept always at fairly high levels (about 30 %) except in June–July.

Plotting the estimated volume of the major categories versus their frequency of occurrence (%), fruits and to a lesser extent arthropods proved to be the main food recources of the fox over the whole year (Fig. 3). Arthropods were the staple food in spring, followed by fruits, other plant material and vertebrates (Table 1); their importance grew further in summer when vertebrates and particularly other plant material fell down. A remarkable shift was observed in the autumn: consumption of fruits built up greatly whereas the other categories decreased accordingly. In winter, the importance of vertebrates in the fox diet increased again, although fruits *(Juniperus macrocarpa)* still remained the staple item.

Trophic niche breadth and overlap

To evaluate the trophic niche breadths of the badger and the fox as well as their overlap in our study area, we used respectively the Levins (1968) and Pianka (1973) indices, as

Table 1

Percentages of the estimated volume of each food category, whenever it was eaten, and percentages of frequency of occurrence in all faeces, for the badger and the red fox

Seasonal data. Food categories as in Fig. 3 (7 = Other)

Estimated volume (%)	Spring	Summer	Autumn	Winter
Badger				
1	0.74	0.62	0.45	0.98
2	64.96	59.49	23.94	33.88
3	1.01	0.30	0.27	0.49
4	0.89	1.57	0.42	0.10
5	18.42	36.61	73.05	62.45
6	13.97	0.97	1.79	2.09
7	–	0.41	–	–
Red fox				
1	0.35	–	0.26	0.78
2	44.65	53.09	9.62	19.93
3	1.19	–	0.09	0.12
4	20.80	8.04	4.05	14.81
5	17.43	38.75	84.53	59.96
6	15.00	0.09	1.26	4.10
7	0.55		0.17	0.26
Frequency of occurrence (%)				
Badger				
1	33.33	13.46	16.94	16.07
2	85.71	90.38	64.40	80.35
3	14.28	7.67	10.16	8.92
4	9.52	19.23	6.77	3.57
5	38.09	80.76	96.91	82.14
6	42.85	44.23	42.37	28.57
7	–	7.69	–	–
Red fox				
1	14.28	–	9.83	20.63
2	75.00	100	72.13	66.66
3	14.28	–	3.27	4.76
4	39.28	47.36	19.67	50.79
5	64.28	68.42	98.36	93.65
6	50.00	3.50	6.55	14.28
7	3.57	–	4.91	1.58

suggested by Ricklefs (1980) and Putman and Wratten (1984), on the frequency of occurrences of the food categories[2] (Table 2). We set the total number of occurrences as 100 % to fullfil the assumption of such indices.

The niche breadth of the fox was at its maximum in spring and at its minimum in the

[2] Levins Index:

$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^{n} p_i^2}$$

where p_i is the proportion of records for a species in each category (i) of the food niche. *Low niche breadth:* 1; *greath niche breadth:* n (number of food categories).

Pianka Index:

$$O_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^{n} p_{ij}\, p_{ik}}{\sqrt{\sum_{i=1}^{n} p_{ij}^2 \sum_{i=1}^{n} p_{ik}^2}}$$

where p_{ij} is the proportion of species j's activity recorded from category i of the food dimension.

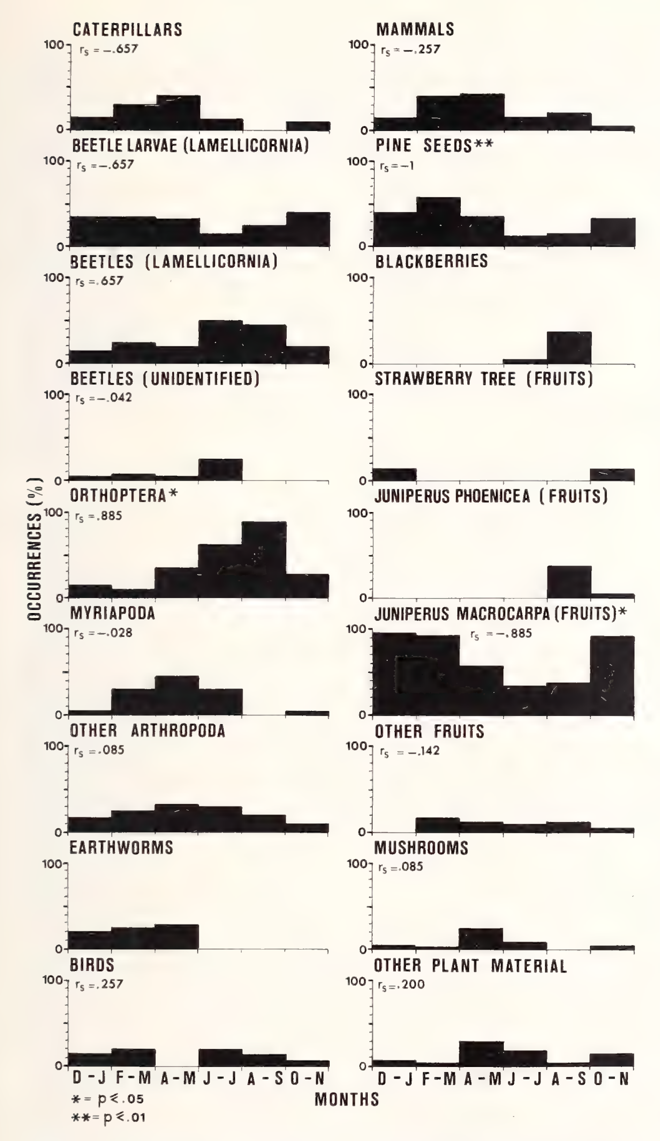


Fig. 4. Percentage of occurrences of food categories in the fox diet over a year. Correlation values refer to mean temperature

autumn, whereas the badger did not show any seasonal variation. On the other hand, the degree of overlap between the two species proved very high both annually (0.83) and seasonally, never being far from the top value of overlap (1.0): in spring there was minimum overlap (0.77) and in autumn there was maximum overlap (0.91) (Table 2). The annual index of overlap was even higher when volumetric measures were used: 0.98.

Discussion

Our data confirm the opportunistic foraging habits reported by many authors for red foxes (e.g. ENGLUND 1965; HALTENORTH and ROTH 1966; AMORES 1975) which will eat whatever food is available locally. One could expect that a 'generalist' will start eating large numbers of arthropods in an area where these are abundant, as in the lowland Mediterranean country where environmental factors, e.g. mild winters and rich plant communities, favour the availability of insects (BLONDEL 1969). In fact, LOVARI (1974) has shown that the amount of insects eaten in autumn and winter by several species of birds of prey and owls, in Central Italy, proved far greater than in Central and Northern Europe, where vertebrates were the staple food. One could also predict that items rich in oils and sugar, such as *macrocarpa* berries and pine seeds, will be favoured as foods in the cold season, when caloric requirements are greatest. Furthermore, one may expect that the digestive system of a carnivore will not be able to exploit fully the nutrients contained in plant materials. This, in turn, could lead to an increased ingestion of such food to compensate for its relative indigestibility, especially when 1. that food contains important nutrients, and 2. there may be a decrease of alternative food resources i.e. in the cold months. Finally,

Table 2

Seasonal and annual trophic niche breadths (Levins 1968) and overlap (Pianka 1973) of the badger and the red fox, based on percentage of occurrences

Top value of overlap = 1

	Trophic niche Breadth				Tropic niche Overlap
	Badger		Red fox		
	B	F.C. (No.)	B	F.C. (No.)	0
Spring	9.31	15	13.29	17	0.77
Summer	10.72	19	9.19	16	0.88
Autumn	8.21	18	7.33	20	0.91
Winter	10.17	17	9.70	19	0.86
Annual	9.35	22	11.29	21	0.83

B = Levins Index, 0 = Pianka Index, F.C. = Food Categories

resources rich in proteins (mammals, birds) may be expected in the diet of a carnivore especially during pregnancy, when females have to grow foetuses, and in the first weeks after parturition, when milk and transportable, substantial food items must be provided for the cubs. Our results are consistent with such expectations.

On the other hand, the diet of badgers proved strikingly different from that reported by previous authors. Earthworms occurred in badger scats nearly all year long except in the hottest summer months, when presumably these worms were less available (or less sought after) because of the drought (or because other items became abundant: arthropods, some fruits). Yet their bulk in the diet proved almost nil, which strongly differs from the findings of other authors (e.g. Sweden: Skoog 1970; Denmark: Andersen 1955; Netherlands: Wiertz, 1976, in Kruuk and Parish 1981; Great Britain: e.g. Neal 1977; Kruuk and Parish 1981; France: Mouchés 1981; Spain: Ibañez and Ibañez 1980; Italy: Kruuk and de Kock 1981).

However, it may be worth pointing out that worms tend to be restricted in importance as a key-food to definite seasons especially in central and southern areas of Europe, while at other times of year other resources replace them in the diet: cereals and fruits in West France (Mouchés 1981), amphibians and fruits in North Spain (Sierra de Cameros: Ibañez and Ibañez 1980), olives in North Italy (Mt. Baldo: Kruuk and de Kock 1981). Our study has shown that badgers depend on two major food categories all year long: arthropods are the staple in spring and summer, while fruits follow rather closely; fruits become the major food resource in autumn and winter, while arthropods are still widely eaten. Furthermore, if such broad categories are broken down into smaller ones (taxa lower than arthropods; fruit species), the trophic niche of the badger proves to be as extensive as that of the fox, which does not support the view of a specialist predator of earthworms (Kruuk and Parish 1981, 1982). Our results are also supported by data collected from April 1983 onwards, in the same area (Pigozzi, in prep.). Therefore, such findings are unlikely to be biased.

Kruuk and Parish's model (1982, predicting that, where patches of earthworms are scattered, the territories of badgers are bigger and that, where patches are richer in earthworms, the 'clans' of badgers are larger) could be interpreted as the adaptation of a generalist species to a rewarding and geographically abundant food resource, the earthworm, rather than being a species-specific feature. In fact, group size and social organisation of the badger in Maremma would seem to differ considerably (Pigozzi, in preparation) from what known so far for Northern badgers (Neal 1977; Kruuk 1978), being closer to the 'asocial' organisation of most mustelids.

Competition between two species occurs when individuals use a common, scarce resource and when increase in the number of either decreases the fitness of the other. It is beyond doubt that foxes and badgers utilise nearly all the same trophic resources in Maremma. Unfortunately our date do not allow any conclusion on actual food competition between such species and further, long-term research will be needed to find it out.

Acknowledgements

We are most grateful to H. Kruuk for his encouragement to undertake this study and for his comments on the second draft of our paper. T. Caro, I. J. Patterson and T. Roper kindly took the time to comment on the first draft and to revise our English. M. Calisti helped greatly in the scat analysis, whereas G. Pigozzi provided constructive discussions on the evaluation of our results. We are indebted to Gabrielle Oettingen for her help in the translation of the German summary. Finally, I. Boschi, director of the Maremma Natural Park, made this study possible with his helpful collaboration at all stages of our research. This paper was written during a one-year leave of the second author at the Sub-Department of Animal Behaviour, Cambridge University.

Zusammenfassung

Nahrung und Nahrungsüberschneidung bei Dachs (Meles meles L.) und Fuchs (Vulpes vulpes L.) in einem mediterranen Küstengebiet

In einem Küstengebiet im westlichen Mittelitalien wurden von April 1982 bis April 1983 Kotproben von Dachs und Fuchs gesammelt und analysiert. Volumen und Häufigkeit des Auftretens der verschiedenen Nahrungsbestandteile wurden ermittelt. Anders als in Nord- und Mitteleuropa frißt der Dachs in Italien eine Vielzahl verschiedener Nahrungsarten und nicht in erster Linie Regenwürmer. Früchte bildeten im Winter, Arthropoden im Frühjahr und Sommer seine Hauptnahrung. Die Nahrung des Fuchses war ähnlich, doch fraß er (im Winter mehr, im Frühjahr weniger) mehr Vertebraten als der Dachs. Aber auch bei ihm überstieg der Wirbeltieranteil nie 10 Volumenprozent. Die häufigste Pflanzennahrung beider Arten waren Beeren von *Juniperus macrocarpa*. Blatthornkäfer (Lamellicornia), vor allem Scarabaeidae wurden während des ganzen Jahres aufgenommen. Ihre Larven we auch Schmetterlingsraupen erreichten beim Dachs ein Maximum im Frühjahr und blieben beim Fuchs ständig häufig. Sie gingen nur im Juni und Juli zurück, als Käfer-Imagines ein Maximum erreichten. Dachs und Fuchs überschnitten sich stark in der Futterwahl (0,83) und ernährten sich von einer Vielzahl verschiedener Nahrungsarten. Danach sind beide Arten bezüglich ihrer Ernährung Generalisten.

References

Amores, F. (1975): Diet of the Red Fox (*Vulpes vulpes*) in the Western Sierra Morena (South Spain). Doñana Acta Vertebrata **2**, 221–239.

Andersen, J. (1975): The Food of the Danish Badger (*Meles meles danica*) with Special Reference to the Summer Months. Dan. Rev. Game Biol. **3**, 1–75.

Arrigoni, P. V.; Gellini, R.; Innamorati, M.; Lenzi-grillini, C.; Lovari, S.; Piussi, P.; Renzoni, A.; Sanesi, G.; Sartoni, G. (1976): Relazione al Consorzio per l'istituzione del Parco della Maremma. Inf. Bot. Ital. **8**, 283–324.

Blondel, J. (1969): Sédentarité et migration des oiseaux dans une garrigue méditerranéenne. Terre et Vie **23**, 269–314.

Braña, F.; del Campo, J. C. (1980): Estudio de la dieta del Zorro (*Vulpes vulpes*, L.) en la mitad occidental de la Cordillera Cantabrica. Bol. Ciencias Naturales I. D. E. A. **26**, 135–146.

Brown, C. A. J. (1983): Prey Abundance of the European Badger (*Meles meles* L.) in North-east Scotland. Mammalia **47**, 81–86.

Englund, J. (1965): Studies on Food Ecology of the Red Fox (*Vulpes vulpes*) in Sweden. Viltrevy **3**, 375–485.

Goszczynsky, J. (1974): Studies on the Food of Foxes. Acta Theriol. **19**, 1–18.

Haltenorth, T.; Roth, M. H. (1968): Short Review of the Biology and Ecology of the Red Fox. Säugetierk. Mitt. **16**, 339–352.

Kruuk, H. (1978): Spatial Organisation and Territorial Behaviour of the European Badger *Meles meles* L. J. Zool., Lond. **184**, 1–19.

Kruuk, H.; de Kock, L. (1981): Food and Habitat of Badgers (*Meles meles* L.) on Monte Baldo, Northern Italy. Z. Säugetierkunde **46**, 295–301.

Kruuk, H.; Parish, T. (1981): Feeding Specialisation of the European Badger (*Meles meles* L.) in Scotland. J. Anim. Ecol. **50**, 773–788.

KRUUK, H.; PARISH, T. (1982): Factors Affecting Population Density, Group Size and Territory Size of the European Badger, *Meles meles*. J. Zool., Lond. **196,** 31–39.
IBAÑEZ, C.; IBAÑEZ, J. I. (1980): Alimentaciòn del tejon (*Meles meles* L. 1758) en el Rasillo de Cameros (Logroño, España). In: I[a] Reunion Ibero-amer. Zool. Verteb., La Ràbida 1977, Spain, 517–527.
LEINATI, L.; MANDELLI, G.; VIDESOTT, R.; GRIMALDI, E. (1960): Indagini sulle abitudini alimentari della volpe (*Vulpes vulpes* L.) nel Parco Nazionale del Gran Paradiso. Clinica Veterinaria **83,** 1–24.
LEVINS, R. (1968): Evolution in Changing Environments. Princeton N. J.: Princeton Univ. Press.
LOVARI, S. (1974): The Feeding Habits of Four Raptors in Central Italy. Raptor Research **8,** 45–57.
MATEJKA, H.; RÖBEN, P.; SCHRÖDER, E. (1977): Zur Ernährung des Rotfuchses *Vulpes vulpes* (Linné, 1758) im offenen Kulturland. Z. Säugetierkunde **42,** 347–357.
MOUCHÉS, A. (1981): Variations saisonnieres du regime alimentaire chez le blaireau europeen (*Meles meles* L.). Rev. Ecol. (Terre et Vie) **35,** 183–194.
NEAL, E. G. (1977): Badgers. London: Blandford.
PIANKA, E. R. (1973): The Structure of Lizard Communities. Ann. Rev. Ecol. Syst. **4,** 53–74.
POZIO, E.; GRADONI, L. (1981): Spettro trofico della volpe (*Vulpes vulpes* L.) e della faina (*Martes foina* Erxl.) in provincia di Grosseto. Natura **72,** 185–196.
PUTMAN, R. J.; WRATTEN, S. D. (1984): Principles of Ecology. London: Croom-Helm.
RICKLEFS, R. E. (1980): Ecology. Middlesex: Nelson & Sons.
SKOOG, P. (1970): The Food of the Swedish Badger (*Meles meles* L.). Viltrevy **7,** 1–120.
SIEGEL, S. (1956): Nonparametric Statistics. New York: McGraw-Hill.

Authors' addresses: Dr. SANDRO LOVARI, Istituto di Zoologia, Strada dell'Università 12, I-43100 Parma, and BARBARA CIAMPALINI, Via G. Pietri 5, I-53100 Siena

Cephalisation bei Feliden

Von M. RÖHRS[1, 2]

Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover

Eingang des Ms. 8. 3. 1985

Abstract

Cephalisation in Felidae

Studied were the intraspecific and interspecific relationships between brain weight and body weight in Felidae. Inclination values of the allometric lines: intraspecific ~ 0,25, interspecific 0,566. Modern species of felids nearly have the same degree of cephalisation, deviations from the interspecific allometric line are only small. A comparison with brain sizes of fossil felids lead to the result: A threefold increase of brain size has taken place from Oligocene paleofelids to modern species.

Einleitung

Bestimmungen und Vergleiche der Hirngröße sind ein erster Schritt bei Studien zur vergleichenden Neuroanatomie und Hirnevolution. Voraussetzung für die Beurteilung der Hirngröße ist die Kenntnis der Beziehungen zwischen Hirn- und Körpergröße; sie können in den verschiedenen Größenreihen erfaßt werden mit der Allometrieformel: $HG = b \times KG^a$ (logarithmiert: $\log HG = \log b + a \times \log KG$)[3]. a kennzeichnet die von der Körpergröße abhängigen Hirngrößenunterschiede, b enthält die Faktoren, welche

[1] Herrn Prof. BERNHARD RENSCH als Dank für die vielen Anregungen zu Fragen der Allometrie und Hirnevolution zum 85. Geburtstag gewidmet. – [2] Mit Unterstützung des Niedersächsischen Ministeriums für Wissenschaft und Kunst.
[3] HG = Hirngewicht, KG = Körpergewicht.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5004-0234 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 234–240

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

außer der Körpergröße die Hirngröße bestimmen. Der Wert von b bei der interspezifischen Allometrie ist außerordentlich wichtig zur Beurteilung der Cephalisation verschiedener Arten. Die Cephalisation kann von verschiedenen Faktoren abhängen, z. B. von der besonderen Ausprägung eines funktionellen Systems, oder bei Säugern von der Größe des Neocortex. Kenntnisse hierüber können erst nach quantitativer Analyse der Einzelstrukturen des Gehirns gewonnen werden. In dieser Arbeit sollen die Beziehungen HG – KG bei der Familie Felidae dargestellt werden.

Material und Methode

Es standen Daten für Hirn- und Körpergewichte von 66 Individuen aus 17 Arten zur Verfügung (Tab. 1). Das Material stammt von Forschungsreisen (Herre und Röhrs Anatolien 1953, Südamerika 1956/57, 1962; Starck, Frick et al. Aethiopien 1956; Röhrs Skandinavien 1956, Vorderer Orient 1978, 1979), aus Zoologischen Museen und Instituten (Hamburg, Hannover, Kiel) und aus der Literatur (Weber 1896, Hrdlicka 1905, Warncke 1908, Dubois 1914, Anthony 1938, Crile und Quiring 1940). Die Anstiege der Allometriegeraden HG – KG wurden ermittelt durch Bestimmung der Ellipsenhauptachsen, weiterhin wurden errechnet die b-Werte und die Korrelationskoeffizienten r.

Tabelle 1

Arithmetische Mittelwerte der Körpergewichte (KG) und Hirngewichte (HG) von 17 Felidenarten

	KG (g)	HG (g)	n
Felis yaguarundi	3 263	42,8	3
Felis geoffroyi	3 646	41,8	3
Felis silvestris	3 714	39,95	4
Felis colocolo	3 785	42,6	1
Felis manul	3 800	33,5	1
Lynx rufus	6 350	65,0	1
Felis serval	6 778	56,1	4
Lynx caracal	7 110	52,7	4
Felis chaus	8 400	55,0	1
Felis pardalis	8 635	64,4	3
Lynx lynx	17 485	75,25	2
Acinonyx jubatus	19 400	122,7	3
Panthera onca	31 735	148,0	2
Panthera pardus	34 158	146,7	6
Felis concolor	36 660	136,5	8
Panthera leo	87 830	225,5	13
Panthera tigris	106 714	264,7	7

Ergebnisse und Diskussion

Interspezifische Beziehung

Für die Berechnung der interspezifischen Beziehung wurden nur die geometrischen Mittelwerte der Arten herangezogen, bei denen mindestens 3 Wertepaare vorlagen (Tab. 1). Für die Beziehung log HG = log b + a × log KG ergab sich für 11 Felidenarten:

$$1{,}9344 = -0{,}4067 + 0{,}566 \times 4{,}1362^{4}$$

Damit entspricht der interspezifische Wert für a bei den Feliden denjenigen, wie sie schon bisher innerhalb von Familien der Lagomorpha, Edentata, Artiodactyla, Perissodactyla und Carnivora ermittelt wurden (Röhrs 1959, 1966; Kruska 1973, 1980).

[4] r = 0,9891 signifikant 0,1 % Niveau.

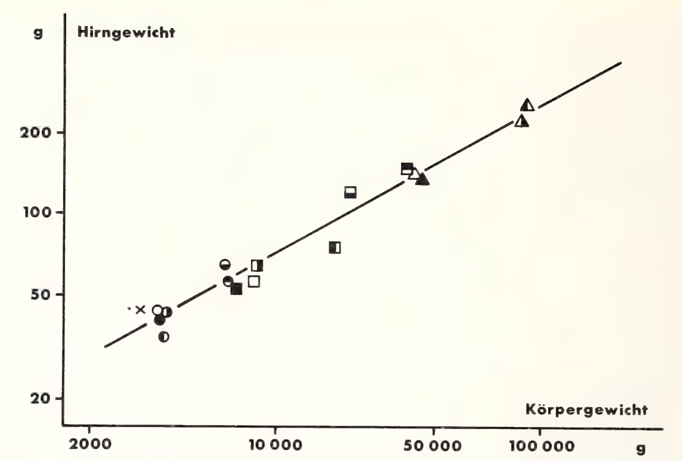


Abb. 1. Interspezifische Beziehung Hirngewicht – Körpergewicht bei Felidae

× *F. yaguarundi*	○ *F. geoffroyi*	● *F. silvestris*
◑ *F. colocolo*	◐ *F. manul*	⊖ *L. rufus*
⊖ *F. serval*	■ *L. caracal*	□ *F. chaus*
◨ *F. pardalis*	◧ *L. lynx*	⬓ *A. jubatus*
⬒ *P. onca*	△ *P. pardus*	▲ *F. concolor*
▲ *P. leo*	▲ *P. tigris*	

In Abb. 1 sind HG- und KG-Werte für die untersuchten Arten aufgetragen, auch für solche, die nur durch ein oder zwei Individuen vertreten sind. Um zu prüfen, ob Unterschiede in der Cephalisation zwischen rezenten Felidenarten vorhanden sind, wurden die b-Werte der genannten 11 Arten verglichen.

Der b-Wert der interspezifischen Geraden wurde = 100 gesetzt, Abweichungen von diesem Wert sind in Tab. 2 dargestellt. Die Abweichungen dürfen nicht überbewertet werden, da die Materialbasis insgesamt nicht allzu groß ist und die mögliche Variabilität der Hirngröße innerhalb der einzelnen Arten nicht voll erfaßt werden konnte. Insgesamt zeigen Abb. 1 und Tab. 2, daß die Cephalisationshöhe bei rezenten Felidenarten recht einheitlich ist. Möglicherweise deuten die Werte für *F. yaguarundi* (115) und *A. jubatus* (118) auf eine etwas höhere Cephalisation hin. Es ist zu erwähnen, daß die Gehirne dieser beiden Arten in Form und Furchen für Feliden einige Besonderheiten aufweisen (Alhausen 1969; Radinsky 1975). Über die Cephalisation von Feliden hat Radinsky (1975) einige Ausführungen gemacht. Für die Beziehung Hirnschädelkapazität (HSK) – KG nennt er bei 17 Felidenarten folgende interspezifische Gleichung:

Tabelle 2

Abweichungen der Hirngewichte (geometrische Mittel) von der interspezifischen Allometriegeraden (= 100) der Feliden

Felis yaguarundi	115
Felis geoffroyi	104
Felis silvestris	97
Felis serval	86
Lynx caracal	89
Felis pardalis	98
Acinonyx jubatus	118
Panthera pardus	104
Felis concolor	92
Panthera leo	95
Panthera tigris	107

$$\log \text{HSK} = -0{,}77 + 0{,}61 \times \log \text{KG}$$

Diese Gerade weicht im Anstieg und vor allem in der Lage wesentlich von der in dieser Arbeit berechneten ab (Abb. 3). Der Unterschied der Allometrieexponenten a läßt sich recht einfach erklären. Radinsky nimmt an, daß HSK und Hirnvolumen (HV = HG/1,036) übereinstimmen, das aber muß nicht der Fall sein. Mir stehen jeweils vom gleichen

Tier HSK, HV und HG von 17 Individuen aus 6 Felidenarten zur Verfügung. Bei der kleinsten Art *F. silvestris* ist die HSK um 4 % größer als das HV, bei der größten Art *P. tigris* aber um 15 %. Die Beziehung HSK – HV ist positiv allometrisch, sie lautete für den interspezifischen Bereich der 6 Felidenarten:

$$\log HSK = -0{,}0859 + 1{,}06 \times \log HV^{5}$$

Der Wert für a bei der Beziehung HSK – KG muß daher gößer sein als bei der Beziehung HG – KG. Es zeigt sich hier aber auch, wie problematisch es ist, die HSK als Ausdruck der Hirngröße zu verwenden.

Radinskys Allometriegerade zeigt um 30 % geringere Hirngrößen an als dies meine Daten aussagen. Dieser Unterschied ist wohl folgendermaßen zu erklären: Radinsky hat pro Art eine HSK bestimmt und diese in Beziehung gesetzt zu Körpergewichtsdaten aus der Literatur. Dies kann zu schweren Fehleinschätzungen führen. Wird z. B. die HSK eines kleinen Individuums einer Art in Beziehung gesetzt zum KG eines sehr großen Individuums, dann kann dies Abweichungen bis über 30 % von der interspezifischen Allometriegeraden ergeben.

Es ist bekannt, daß in der Literatur meist die Körpergewichte sehr großer Individuen mitgeteilt werden. Weiterhin berücksichtigt Radinsky bei seinen Verfahren nicht die intraspezifische Allometrie, die von der interspezifischen erheblich abweicht (vergl. Abb. 2). In dieses Bild paßt auch die Aussage von Radinsky, daß Felidae um 25 % geringere Hirngrößen besäßen als Canidae. Nach allen Daten in der Literatur und nach eigenen unveröffentlichten Daten (HG und KG von 300 Individuen verschiedener Arten der Canidae) stimmen Canidae und Felidae in der Cephalisation nahezu überein.

Als Vergleichsbasis zur Ermittlung der Cephalisationshöhe von Felidenarten hat Radinsky (1975) für 164 Säugetierarten aus 5 Ordnungen folgende Gerade berechnet:

$$\log HSK = -0{,}95 + 0{,}67 \times \log KG$$

Der Allometrieexponent ist hier sehr hoch und in dieser Form nicht für alle Säuger zutreffend. Unter den großen Säugetierformen befinden sich mehr Arten mit höherer Cephalisation als bei den kleinen, bei Zusammenfassung aller Säuger wird der a-Wert zu hoch; eine solche Berechnung über alle Säuger ist einfach zu grob und läßt keine genaueren Aussagen über Cephalisation zu. Radinsky setzt die Säugetiergerade = 1, nimmt auch für Felidae ein a von 0,67 an und teilt für die von ihm studierten 17 Felidenarten Cephalisationswerte von 0,62–1,62 mit. Hierdurch werden unterschiedliche Niveaus der Cephalisation vorgetäuscht, wie sie bei rezenten Feliden überhaupt nicht vorhanden sind.

Intraspezifische Allometrien

Bisherige Untersuchungen haben gezeigt, daß innerhalb von Säugetierarten bei adulten Individuen für die Beziehung HG – KG a-Werte um 0,25 gültig sind. Für die Bestimmung der intraspezifischen Allometrien bei Feliden liegt bisher kaum ausreichendes Datenmaterial vor. Röhrs und Ebinger (1978) konnten nachweisen, daß für *F. silvestris* (und für Hauskatzen) eine a von 0,242 zutrifft. Für *P. leo* ($n = 13$) beträgt der a-Wert 0,192 ($r = 0{,}7373$ signifikant 0,1 % Niveau). Damit ist sehr wahrscheinlich, daß auch die Felidenarten bei der intraspezifischen Beziehung HG – KG nicht von anderen Säugetierarten abweichen. Der auffallende Unterschied zwischen intra- und interspezifischer Allometrie ist bei vergleichenden Studien über Gehirne stets zu berücksichtigen. Intraspezifische Allometriegeraden sind zu benutzen als Bezugssysteme für den intraspezifischen Bereich; für Vergleiche von Population, Unterarten, Wild- und Haustieren. Die intraspezifischen Geraden sind nicht geeignet für interspezifische Vergleiche, für die Ermittlung der

[5] $r = 0{,}990$ signifikant 0,1 % Niveau.

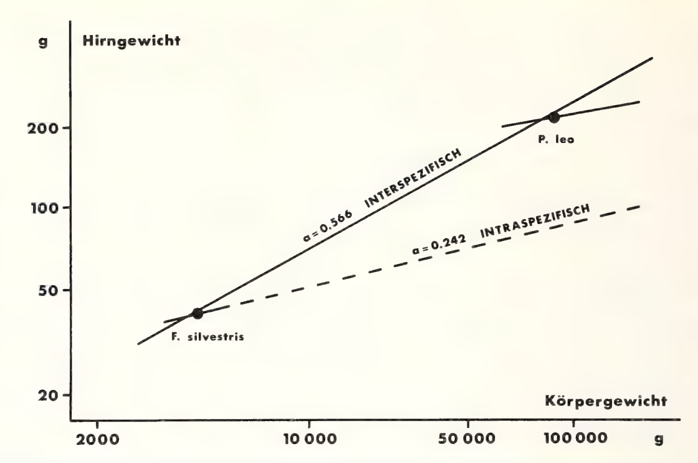


Abb. 2. Interspezifische und intraspezifische Beziehungen Hirngewicht – Körpergewicht bei Feliden

Cephalisation. Ein derartiges Vorgehen würde bei Säugetierfamilien zur Aussage zunehmender Cephalisation von kleinen über die mittleren zu den großen Arten führen. Werden auf dieser Basis (a = 0,242) Wildkatzen und Löwen verglichen, dann hätten Löwen einen 2,6 mal höheren Cephalisationswert als Wildkatzen, eine solche Aussage ist biologisch nicht vertretbar. Abb. 2 zeigt, daß intraspezifische Allometriegeraden parallel zueinander versetzt sind.

Evolution der Hirngröße bei Felidae

Eutheria sind aus einem primitiven Insectivorenstamm hervorgegangen. Als Modell für Hirngröße und Hirnstrukturen für diese Stammformen benutzen Stephan et al. (1977) die rezenten „basalen Insectivora", die Allometriegerade für diese Insectivora lautet:

$$\log HG = -1{,}5170 + 0{,}66 \times \log KG$$

Da der interspezifische Allometrieexponent mit 0,66 größer ist als bei den Feliden, ist der Vergleich der Hirngewichte etwas schwierig. Benutzt man für beide Gruppen 0,66 und setzt die „basalen Insectivora" gleich 100 %, dann hätten die rezenten Feliden 527 % Hirngewicht dieser Insectivora, bei Rechnung mit a = 0,566 sind es sogar 873 %. Bei diesen Zahlen handelt es sich um Richtwerte, sie machen aber deutlich, daß in der Evolution der Felidae eine beträchtliche Zunahme der Hirngröße stattgefunden haben muß. Eine Analyse von Hirngrößen fossiler Formen ist daher von Interesse. Jerison (1973) hat für die Gattungen *Hoplophoneus, Eusmilus, Pseudaelurus, Smilodon* und für *Panthera atrox* Daten über Hirngrößen mitgeteilt, zugehörige Körpergrößen geschätzt und Aussagen über die Cephalisation gemacht. Radinsky (1975, 1978) hat die Körpergewichtsdaten von Jerison kritisiert, er rechnet mit wesentlich geringeren Körpergrößen und kommt zu der Aussage, daß die Hirngrößen fossiler Feliden *(Hoplophoneus, Smilodon, P. atrox)* im Bereich oder sehr nahe dem Bereich der rezenten Feliden liegen. Da Radinsky aber die Hirngrößen rezenter Feliden um 30 % zu niedrig ansetzt, ist diese Aussage nicht haltbar (Abb. 3).

Für 7 Arten rezenter Feliden habe ich die Beziehung Basilarlänge – Körpergewicht berechnet:

$$\log BAS = \log b + 0{,}95 \times \log \sqrt[3]{KG}$$

Nach dieser Gleichung wurden die Körpergewichte der genannten ausgestorbenen Feliden geschätzt und mit den Daten über Hirngrößen von Jerison und Radinsky in Beziehung gesetzt. Abb. 3 zeigt deutlich, daß alle Werte unter denen der rezenten Feliden liegen (das

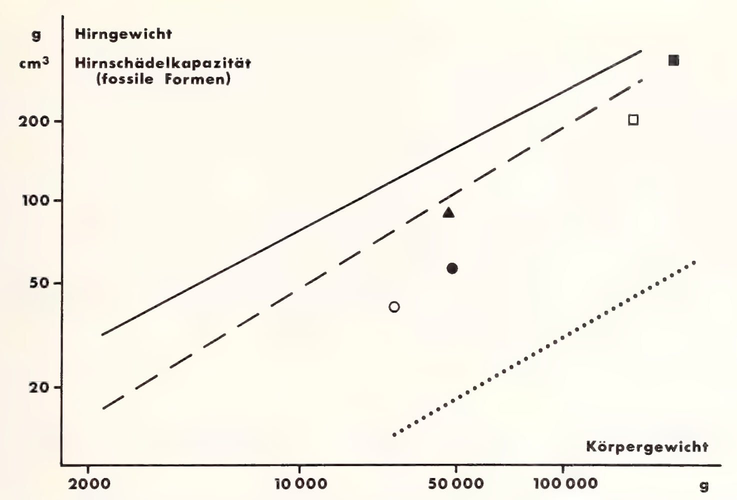


Abb. 3. —— Interspezifische Allometriegerade Hirngewicht – Körpergewicht bei Felidae; — — Interspezifische Allometriegerade Hirnschädelkapazität – Körpergewicht nach Radinsky (1975); · · · · Vergleichsgerade für „basale Insektivora"
Fossile Feliden: ○ *Eusmilus,* ● *Hoplophoneus,* ▲ *Pseudaelurus,* □ *Smilodon,* ■ *P. atrox*

zeigt sich auch, wenn die Körpergewichtsangaben von Jerison oder Radinsky benutzt werden). Wird die Hirngröße der „basalen Insectivoren" = 100 % gesetzt und werden dann die Feliden auf der Basis a = 0,566 miteinander verglichen, dann zeigt sich: Im Oligozän hat *Eusmilus* 309 % Hirngröße der „basalen Insectivora" erreicht, *Hoplophoneus* 314 %; im Miozän ist *Pseudaelurus* auf 522 % gekommen; *Smilodon* liegt im Pleistozän nur bei 475 %, das bedeutet wohl, daß in dieser Linie keine weitere Hirngrößenzunahme mehr stattgefunden hat. *P. atrox* hat dagegen bereits 649 % erreicht und liegt damit schon nahezu im Bereich der modernen Feliden (873 %). Die sehr wenigen Angaben über Hirngröße und Körpergröße fossiler Feliden lassen die Aussage zu, daß sich die Hirngröße der Feliden vom Oligozän bis zu den rezenten Formen etwa verdreifacht hat.

Zusammenfassung

Es wurden die intra- und interspezifischen Beziehungen Hirngewicht – Körpergewicht bei Feliden untersucht. Der intraspezifische Allometrieexponent liegt auch bei Feliden um 0,25, der interspezifische Wert dagegen ist a = 0,566. Die Cephalisation der rezenten Felidenarten ist sehr einheitlich, Unterschiede zwischen den Arten sind geringfügig. Ein Vergleich mit den Hirngrößen fossiler Feliden ergab: Vom Oligozän bis zu den rezenten Felidenarten hat etwa eine Verdreifachung der Hirngröße stattgefunden.

Literatur

Alhausen, C. (1969): Vergleichende Untersuchungen an Gehirnen von Feliden. Staatsexamensarbeit, Inst. f. Zoologie, Hannover, unveröff.

Anthony, R. (1938): Essai de Recherche d'une Expression anatomique approximative du Degré d'Organisation Cérébrale antre que le poids de l'Encephale comparé au poids du Corps. Bull. Soc. d'Antrop. de Paris, Série **8/9**, 17–67.

Crile, G.; Quiring, D. P. (1940): A record of the body weight and certain organ and gland weights of 3690 animals. Ohio J. Sci. **40**, 219–259.

Dubois, E. (1914): Die gesetzmäßige Beziehung von Gehirnmasse zu Körpergröße bei den Wirbeltieren. Z. Morph. Anthrop. **18**, 323–350.

Hrdlicka, A. (1905): Brain weight in vertebrates. Smithsonian Miscellaneus Coll. **48**, 89–112.

Jerison, H. J. (1973): Evolution of the Brain and Intelligence. New York, London: Academic Press.

Kruska, D. (1973): Cerebralisation, Hirnevolution und domestikationsbedingte Hirngrößenänderun-

gen innerhalb der Ordnung Perissodactyla Owen, 1848, und ein Vergleich mit der Ordnung Artiodactyla Owen, 1848. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **11**, 81–103.
— (1980): Domestikationsbedingte Hirngrößenänderungen bei Säugetieren. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **18**, 161–195.
Röhrs, M. (1959): Allometrische Untersuchungen an Canidengehirnen. Verh. Dt. Zool. Ges. **1958**, 295–307. Leipzig: Geest und Portig.
— (1966): Vergleichende Untersuchungen zur Evolution der Gehirne von Edentaten. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **4**, 196–207.
Radinsky, L. (1975): Evolution of the Felid brain. Brain, Behav. Evol. **11**, 214–254.
— (1978): Evolution of brain size in Carnivores and Ungulates. American Nat. **112**, 815–831.
Stephan, H.; Frahm, H.; Bauchot, R. (1977): Vergleichende Untersuchungen an den Gehirnen madagassischer Halbaffen. J. Hirnforsch. **18**, 115–147.
Warncke, P. (1908): Mitteilung neuer Gehirn- und Körpergewichtsbestimmungen bei Säugern, nebst Zusammenstellung der gesamten bisher beobachteten absoluten und relativen Gehirngewichte bei den verschiedenen Spezies. J. Psychol. Neurol. **13**, 349–403.
Weber, M. (1896): Vorstudien über das Hirngewicht der Säugetiere. Festschrift Gegenbaur **3**, 107–123.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. Manfred Röhrs, Institut für Zoologie der Tierärztlichen Hochschule Hannover, Bünteweg 17, D-3000 Hannover 71

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNGEN

Grammomys macmillani tuareg Braestrup, 1935: a junior synonym of *Praomys daltoni* (Thomas, 1892)

By F. W. Braestrup and R. Hutterer

Receipt of Ms. 28. 2. 1985

Arboreal mice of the genus *Grammomys* live in large parts of Africa's savannas. Several forms have been described but the whole genus is poorly understood to date. In the course of a partial revision of the genus (Hutterer and Dieterlen 1984) it became desirable to clarify the status of the form *tuareg* described by Braestrup (1935) from specimes obtained at Timbuktu and Mopti in Mali by Mr. H. Madsen. The type series of *tuareg* is deposited in the collections of the Zoologisk Museum København. Rosevear (1969: 385) on examination of a paratype deposited in the British Museum (Natural History) declared that, "especially from the skull, this is certainly not a *Grammomys*". He refrained from determination, pending examination of the holotype.

In fact, renewed examination of the holotype (ZMK, C.N. 3887) skin revealed that a mammary formula 3–2 is tracable (instead of 2–2 given in the original description). Furthermore, the molar structure is that of *Praomys* rather than of *Grammomys;* cusp t7 is lacking on the first and second upper molar. The holotype represents an old adult animal, its teeth are much worn and third lower molars are missing on both sides. In general shape, size, and form of the interorbital plate the skull of the holotype agrees perfectly with specimens of *Praomys (Myomys) daltoni* (Thomas, 1892) from Ivory Coast and Upper Volta. However, the skull measurements of holo- and paratypes of *tuareg* (see Braestrup 1935: 115) are rather small. Their body measurements (Braestrup 1935: 114) and general colouration are typical of *P. daltoni* as well.

There were no field notes with the original material but the collector, Mr. Madsen, stated subsequently that the Timbuktu specimens were caught in or near a store room. This

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5004-0240 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 240–241

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

is in accordance with the known ecology of *Praomys daltoni* in West Africa (ROSEVEAR 1969).

Praomys daltoni has apparently not been recorded from Mali so far. Furthermore, the specimens from Timbuktu and Mopti represent the northernmost record of the species at all. VAN DER STRAETEN and VERHEYEN (1978) recognized that typical *Praomys daltoni* (type locality: West Africa, probably the Island of Fernando Poo) from southern regions of West Africa have larger skull measurements than specimens from savanna regions from near Lamto, Ivory Coast. As mentioned earlier, the specimens from Timbuktu, Mali have also small skulls compared to material from Ivory Coast. Further studies might well prove that the northern populations of *Praomys daltoni* form a distinct subspecies for which the name *Praomys daltoni tuareg* could then be applied.

References

BRAESTRUP, F. W. (1935): Report on the mammals collected by Mr. HARRY MADSEN during Professor O. OLUFSEN'S expedition to French Sudan and Nigeria in the years 1927–28. Vidensk. Medd. fra Dansk naturh. Foren. **99**, 73–130.

HUTTERER, R.; DIETERLEN, F. (1984): Zwei neue Arten der Gattung *Grammomys* aus Äthiopien und Kenia (Mammalia; Muridae). Stuttg. Beitr. Naturkde., Ser. A, Nr. **374**, 1–18.

ROSEVEAR, D. R. (1969): The rodents of West Africa. Trust. Brit. Mus., London, 1–604.

VAN DER STRAETEN, E.; VERHEYEN, W. N. (1978): Taxonomical notes on the West-African *Myomys* with the description of *Myomys derooi* (Mammalia-Muridae). Z. Säugetierkunde **43**, 31–41.

Authors' addresses: Dr. F. W. BRAESTRUP, Zoologisk Museum, Universitetsparken 15, DK-2100 København; Dr. R. HUTTERER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1

Taxonomic status of *Eptesicus platyops* (Thomas, 1901) (Chiroptera, Vespertilionidae)

By C. IBÁÑEZ and J. A. VALVERDE

Estación Biológica de Doñana, Seville, Spain

Receipt of Ms. 22. 4. 1985

The taxonomic position of *Eptesicus platyops* (Thomas, 1901) in western Africa is uncertain. At first it was thought to be related to *E. hottentotus* (A. Smith, 1833) found in southern Africa, to which it was associated as a subspecies (ROSEVEAR 1962, 1965). Later various authors (ROSEVEAR 1965; KOCK 1969; HAYMAN and HILL 1971) considered the possibility of its being co-specific with *E. serotinus* (Schreber, 1774) to which it seems more akin. However, more recent papers consider it as a valid species (HONACKI et al. 1982). The reason for this uncertainty is probably the scarcity of known specimens. Only the Nigerian holotype and another from Senegal are available (ROSEVEAR 1965).

The Estación Biológica de Doñana collection has three specimens of the genus *Eptesicus* from Malabo, Bioko island (formerly Santa Isabel, Fernando Poo), Equatorial Guinea. One is a female and the sex of the other two is undetermined. They were captured on 2. 8. 1967. All three are subadults and their wing phalangeal epiphysis are not completely fused, although the skulls appear to be totally ossified. Their dimensions are very nearly those of a full-grown adult. The measurements (in mm) of the female, followed by those two of

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5004-0241 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 241–242

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

indeterminate sex are: forearm 49.3, 51.1, 52.5; greatest length of skull 19.8, 19.9, –; condylobasal length 19.3, 19.6, –; zygomatic breadth 13.8, 14.0, –; interorbital constriction 4.9, 4.8, 4.8; mastoid breadth 11.1, 11.1, –; maxillary toothrow length 7.3, 7.6, 7.8; breadth across upper molars 8.7, 8.9, –; mandible length 14.7, 14.7, 15.4; mandibulary toothrow length 8.1, 8.3, 8.6.

The shape of the tragus coincides with the description given by ROSEVEAR (1965, fig. 67c) of the holotype *E. platyops*. The inner, upper incisors are bifid and the fur is a pale colour. All of these traits coincide with *E. platyops* (Thomas, 1901). The forearm measurements are considerably larger than those of the holotype, although more nearly coinciding with those of the Senegal specimen given by ROSEVEAR (1965).

A comparison of these specimens with *E. serotinus* from southern Spain shows that the former are paler, though no other important differences occur. Even the shape of the tragus of the *E. serotinus* examined ranged variously from pointed and narrow to broad and blunt.

As a result, *E. platyops* ought to be considered as a junior synonym of *E. serotinus*.

This conclusion lends strength to the possibility that *E. loveni* Granvik, 1924 from Kenya is also a synonym of *E. serotinus* (KOCK 1969; HAYMAN and HILL 1971).

It is reasonable to believe that the African populations of *E. serotinus* south of the Sahara make up a subspecies on their own owing to their isolation and to the ecological features of their environment.

The status of *E. serotinus gabonensis* (Trouessart, 1897) should be considered when naming this subspecies, specially taking into account that it exists in Gabon because of its proximity to Bioko island. The similarity in the size of the forearm between the specimens of this island and the possible syntypes of *gabonensis* (forearm 51.5–53.4) (HILL pers. com.) should also be remembered.

However, the evidence presented by HAYMAN and HILL (1971) and HILL (pers. com.) on the northern Indian origin of the collection in which the *gabonensis* syntypes are located would seem to advise that this name should not be used for African populations. Therefore the most correct denomination for this subspecies is *E. s. platyops* (Thomas, 1901).

We thank J. E. HILL (British Museum) for the information on *E. serotinus gabonensis* including the syntype measurements.

References

HAYMAN, R. W.; HILL, J. E. (1971): Chiroptera. In: The Mammals of Africa; an identification manual. Ed. by J. MEESTER; H. W. SETZER. Washington D. C.: Smithsonian Inst.

HONACKI, J. H.; KINMAN, K. E.; KOEPPL, J. W. (1982): Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. Lawrence, Kansas: Allen Press Inc. and Assoc. Syst. Coll.

KOCK, D. (1969): Die Fledermaus-Fauna des Sudan. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. **521**, 1–238.

ROSEVEAR, D. R. (1962): A review of some African species of *Eptesicus* Rafinesque. Mammalia **26**, 457–477.

— (1965): The bats of west Africa. London: Brit. Mus. (Nat. Hist.).

THOMAS, O. (1901): Some new African bats (including one from the Azores) and a new galago. Ann. Mag. Nat. Hist. 7, 27–34.

Authors' address: CARLOS IBÁÑEZ and JOSÉ A. VALVERDE, Estación Biológica de Doñana, Apartado 1056, E-41080 Seville, Spain

Immobilization and marking of the Egyptian Mongoose, *Herpestes ichneumon* (L.), in Spain

By J. F. Beltrán, M. Delibes and C. Ibáñez

Estación Biológica de Doñana, Sevilla, Spain

Receipt of Ms. 29. 4. 1985

Marking mongooses has proved to be difficult. Rood and Nellis (1980) succeed in marking dwarf mongooses *(Helogale parvula)* and small Indian mongooses *(Herpestes auropunctatus)* by locally freezing their skins with dichlorodifluormethane. This produces white patches of hair that last the animal's life span. However, Ben-Yaacov and Yom-Tov (1983) failed to mark Egyptian mongooses *(Herpestes ichneumon)* by several procedures (freeze marking, neck collars, ear tags, dyeing, etc). Here we report the capture, immobilization and successful radio-tagging of two adult Egyptian mongooses (male and female) in the Doñana National Park, SW Spain

To catch the male we used a livetrap baited with dry fish. The female was captured in a bigger trap set for lynxes and baited with a live rabbit. Both individuals were immobilized by means of a combination of ketamine hydrochloride (Ketolar, Parke Davis, El Prat de Llobregat) and tiazine hydrochloride (Rompún, Bayer, Barcelona) injected intramuscularly.

The male weighed 3050 g and was immobilized twice in one week. The first time we used a dose of 20 mg of Ketolar and 20 mg of Rompún (that is, under 7 mg of each product per kg of body weight). Induction time (IT) required for total immobilization was four minutes. Two hours later this individual, provided with the collar, was apparently recovered. The animal was anesthetized again after seven days to observe possible injuries produced by the collar. On this occasion we used a lower initial dose of Ketolar (10 mg) and Rompún (16 mg). As the animal was still intractable twenty minutes later, an additional dose of 6 mg of each product was administered. The IT was then similar to that observed in the first immobilization. One hour later the animal was able to move but total motor control was only recovered 2 h 15 min after the injection of the first dose. A neck inspection revealed no injuries.

The female weighed 2200 g and a dose of 15 mg of Ketolar and 15 mg of Rompún (7 mg/kg) was sufficient to immobilize it. The IT was 2 minutes and three hours later the mongoose began to move. Its body temperature decreased from 39.5 °C (in the first minutes after the injection) to 35.9 °C (45 minutes before the first recuperation movements).

The male was provided with a white home-made radio-collar based on a SB2-IV transmitter (AVM Instrument Co., California) fitted to its neck by a nylon-plastic-belt two centimeters wide. A guitar string acting as an antenna lay loosely on the animal's back. The complete device weighed 90 g (3 % of the animal weight). Even if neck hairs covered the collar, it allowed field indentification. The mongoose was kept in captivity for seven days to observe its reactions. During this time no attempts to pull the radio-collar out were observed. This individual was tracked from 14th July to 14th August 1983. Radio contact was then lost. Its home range (estimated by the minimum convex polygon method) was 2.8 square kilometers and the mean traveled distance per day 2.9 km (range = 0.62–6.42).

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5004-0243 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 243–244

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Activity was diurnal. It was observed eating from a rabbit and moving with another adult with young (Delibes and Beltrán 1986).

A radio-collar weighing 60 g (less than 3 % of the animal weight) and shipped by Wildlife Materials Inc. (Illinois) was fitted to the female. The package and the nylon belt (1.5 cm wide) were black and indentification of the animal in the field was difficult even though the antenna was red and white. This animal was tracked from 13th November 1984 to 9th January 1985. On this date it was found dead in a burrow under a dense thicket. Autopsy showed numerous blood punctures under the skin but not the actual cause of the death. A first analysis of the radio-tracking data reveals a home range close to 1.6 square kilometers and only diurnal activity.

To conclude, first data suggest that neck collars applied to mongooses are not pulled out, do not produce injuries, do not modify its general habits and do allow the recognition of the animal. Therefore they could be a suitable method for marking Egyptian mongooses and other Herpestinae. To determine whether the behaviour of these diurnal mammals endowed with colour vision (Dücker 1957) as affected by coloured collars is a question that we failed to solve during this short period of radio-tracking.

We thank R. Laffitte for help in field work and L. Fisher for help in manuscript translation. This study was supported by the CSIC-CAICYT (subproject number 944; 1985–1987).

References

Ben-Yaakov, R. Yom-Tov, Y. (1983): On the biology of the Egyptian Mongoose, *Herpestes ichneumon*, in Israel. Z. Säugetierkunde **48**, 34–45.

Delibes, M.; Beltrán, J. F. (1986): Activity, daily movements and home range of an Ichneumon or Egyptian Mongoose *(Herpestes ichneumon)* in Southern Spain. J. Zool., Lond. in press).

Dücker, G. (1957): Farb- und Helligkeitssehen und Instinkte bei Viverriden und Feliden. Zool. Beitr. (NF) **3**, 25–99.

Rood, J. P.; Nellis, D. W. (1980): Freeze marking Mongooses. J. Wildl. Manage. **44**, 500–502.

Author's address: Juan Francisco Beltrán, Miguel Delibes and Carlos Ibáñez. Estación Biológica de Doñana, Apartado 1056, E-41080 Sevilla, Spain

BEKANNTMACHUNG

Conference Announcement of the International Association for Bear Research and Management (IBA)

The International Association for Bear Research and Management (IBA) will hold its 7th Conference at Williamsburg, Virginia, USA, from 21. to 26. February in 1986. A corollary meeting, co-sponsored by the Eurasian Bear Group (EBG), will be held at Plitvice Lakes National Park, Yugoslavia, from 2. to 5. March in 1986. These meetings are designed as forums for exchanging information on biology and management of all bears (ursids). For details on the American part of the conference write to Prof. M. Pelton, Department of Forestry and Wildlife, University of Tennessee, P.O.Box 1071, Knoxville, Tennessee 37901, USA for the European part write to Dr. D. Huber, Biology Department, Veterinary Faculty, Heinzelova 55, YU-41000 Zagreb, Yugoslavia.

CHIVERS, D. J.; WOOD, B. A.; BILSBOROUGH, A. (eds.): **Food acquisition and processing in Primates.** New York, London: Plenum Press 1984. 576 pp. US $ 85,–. ISBN 0-306-41701-4

Der vorliegende Sammelband faßt 25 Einzelbeiträge eines im März 1982 in Cambridge (England) abgehaltenen Symposions zusammen, das aus der Sicht der verschiedenen Disziplinen zu speziellen und allgemeinen Fragen der Nahrung und Ernährungsbiologie der Primaten eine Fülle neuer Daten sammelt und allgemeine und fachübergreifende Aspekte, wo immer möglich, herausarbeitet.

Das Buch gliedert sich in drei, etwa gleich umfangreiche Abteilungen: 1. Ökologische Diversität und Nahrungserwerb, 2. Nahrungsverarbeitung bei rezenten Primaten, 3. Evolutive Perspektiven in der Biologie der Ernährung. Die ausführlichen Berichte über die Nahrung gehen weit über die Einteilung in faunivore (insectivore), frugivore und folivore Nahrung und deren Erwerb hinaus, berücksichtigen eingehend Zwischen- und Übergangsformen und zeigen auf, daß mechanische und chemische Eigenschaften jeder Nahrungskategorie eine Reihe von unterschiedlichen Qualitäten umfassen. Dabei ergeben sich genauere Einsichten in Habitat und ökologische Nische. Besondere Beachtung finden die Wege, die zur Vermeidung oder Detoxifikation giftiger Pflanzenstoffe eingeschlagen werden (COE). Beziehungen zwischen Art des Nahrungserwerbs, Lokomotionsart und Körpergröße werden eingehend analysiert (RIPLEY, MARTIN). KORTLANDT kommt zu der Feststellung, daß für Schimpansen und einige andere Primaten die Begrenzung des Verbreitungsareals nicht von der Menge der zur Verfügung stehenden Früchte, sondern von dem Artenreichtum des Nahrungsangebotes bestimmt wird. Ein bisher kaum beachtetes Gebiet, die Chemie der Pflanzenstoffe (WATERMAN), dürfte in Zukunft für das Verständnis von Nahrungswahl und Verarbeitung von großer Bedeutung werden.

Die in den letzten Jahren erheblich ausgebaute funktionelle Analyse des Kauapparates (KAY, LUCAS, MAIER, JANIS für Zahnmorphologie, DEMES, PREUSCHOFT, WOLFF für funktionellen Schädelbau und Kiefermorphologie) wird eingehend referiert.

Die an rezenten Primaten erarbeiteten Ergebnisse werden schließlich genutzt, um durch vergleichende Untersuchungen zu Aussagen über Verhalten und Ernährungsbiologie fossiler Primaten, speziell der Australopithecinen, zu gelangen (ANDREWS, AIELLO, ROSE, GRINE u. a.);

Wenn auch noch viele Fragen offen bleiben und kontroverse Meinungen diskutiert werden, kann doch festgestellt werden, daß der Band zahlreiche Ansätze zu synthetischer Betrachtungsweise eines fundamentalen Kapitels der Primatenbiologie erreicht hat und eine wichtige Etappe in der modernen Primatenforschung markiert. Die Fülle des Neuen und die mannigfachen Anregungen machen das Werk zu einem unentbehrlichen Hilfsmittel der Forschung, das von keinem Primatologen, Ernährungsbiologen, Physiologen und Morphologen übersehen werden darf. D. STARCK, Frankfurt/M.

FA, J. E. (ed.): **The Barbary Macaque.** A case study in conservation. New York, London: Plenum Press 1984. 369 pp. US $ 49.50. ISBN 0-306-41733-2

Der Berberaffe, *Macaca sylvanus,* einst im Maghreb weit verbreitet, ist in den letzten Jahrzehnten durch Vernichtung seines Biotops und hemmungslose Ausnutzung der Waldbestände in bedrohlichem Ausmaß zurückgedrängt worden. Die vorliegende Monographie mit 12 Beiträgen ist eine Bestandsaufnahme, die als Grundlage für die notwendigen Schutzmaßnahmen dringend nötig ist. Das Buch enthält eine ausführliche und wertvolle Untersuchung der nordwestafrikanischen Wälder und die Geschichte ihrer Zerstörung. Berberaffen kommen heute noch vor im marokkanischen Rif, im mittleren Atlas (hier ²/₃ des Gesamtbestandes) und ein kleiner Restbestand im Hohen Atlas. In Algerien gibt es noch freilebende Magots in mehreren isolierten Vorkommen in der großen und kleinen Kabylei. Der Rückgang der Population läßt sich bis zum Beginn der mohamedanischen Invasion (8. Jahrhundert n. Chr.) dokumentieren, der einen Niedergang der alten, gut balancierten Agrar- und Forstkultur zur Folge hatte, deren Weiterentwicklung den Kamelnomaden nicht gelang. Der Zusammenbruch einer ausgeglichenen Ökologie war in 3 Jahrhunderten vollständig. Aufgrund eigener Erfahrungen im Mittleren Atlas und im Rif berichten mehrere Autoren (FA, DEAG, DRUCKER, MEHLMANN, TAUB) über Status, Fortpflanzungs- und Ernährungsbiologie und Demographie bei freilebenden Berberaffen.

Im 2. Teil des Werkes folgen entsprechende Berichte aus den drei großen Gefangenschaftskolonien in Frankreich (Kintzheim, Rocamadour) und Deutschland (Salem) (DE TURCKHEIM, MERZ). Ein ausführlicher Bericht über die Affenkolonien auf Gibraltar, deren individuelle Daten seit 1936 nahezu lückenlos vorliegen, schließt sich an (FA). Der Vergleich zwischen freilebenden und Wildtieren in Ökologie und Verhalten ergibt wichtige Hinweise für künftige Schutzmaßnahmen, Zucht und

Haltung. Der Weltbestand beträgt zur Zeit etwa 23 000 Individuen, davon etwa 1000 unter Gefangenschaftsbedingungen. Die Zuchterfolge in den drei genannten großen Kolonien sind so gut, daß mit einer Freilassung von überzähligen Affen begonnen werden konnte. Dabei besteht die Hauptschwierigkeit in der Auswahl geeigneter Örtlichkeiten und deren Sicherung. Das vorliegende Buch bietet eine Fülle von wichtigen Anregungen. Dringend gewarnt wird mit Recht vor einer Nutzung überzähliger Affen aus den Zuchten für medizinische, experimentelle Zwecke, da bei Angebot die Nachfrage rasch erheblich ansteigen dürfte. Hier mag der Hinweis genügen, daß der Gesamtbestand der Berberaffen (23 000) nur einen Bruchteil dessen beträgt, was in den USA für biomedizinische Zwecke importiert wird (nach TAUB 1968 73 920 Rhesusaffen).

Das Buch ist ein inhaltsreicher und wertvoller Beitrag zur Kenntnis einer Affenspezies, die wegen ihrer geographischen und stammesgeschichtlichen Sonderstellung unter den altweltlichen Primaten besonderes Interesse beanspruchen kann.

D. STARCK, Frankfurt/M.

MASON, I. L. (ed.): **Evolution of domesticated animals.** London, New York: Longman 1984. 452 pp. £ 35.–. ISBN 0-582-46046-8.

Dieses Buch über die Entfaltung domestizierter Tiere hat zum Ziel, in einem Band einen möglichst breiten Leserkreis über die Herkunft, Geschichte und Vielfalt aller Haustiere des Menschen in Vergangenheit und Gegenwart zu informieren und Interesse für vertiefende Literatur zu wecken. Als Haustiere sind diejenigen Angehörigen verschiedener Arten grundsätzlich erfaßt, die folgende vier Kriterien erfüllen: 1. sie werden unter menschlicher Kontrolle gezüchtet, 2. sie liefern Produkte oder erfüllen Dienste für den Menschen, 3. sie sind zahm, 4. sie wurden vom Typ der Wildart abweichend selektioniert. Aber nicht nur solche, im Sinne des Herausgebers definierte, „ideale" Haustiere finden Beachtung, sondern auch solche Arten, die nicht alle Kriterien erfüllen, aber dennoch gewöhnlich als Haustiere bezeichnet werden könnten. Zusätzlich haben Arten Aufnahme gefunden, die als potentielle, zukünftige Haustiere in Frage kämen. Darüber hinaus finden mehrere Species ebenfalls Beachtung, bei denen – wie die Autoren selbst bekennen – niemals ein Domestikationsversuch unternommen wurde. Entsprechend dieser sehr weiten Auffassung ist die Fülle der besprochenen Arten sehr groß. Von einem international zusammengesetzten Autorengremium aus 67 Bearbeitern werden über 70 Species behandelt. Sie entstammen den Gruppen: Säugetiere, Vögel, Reptilien, Amphibien, Fische, Insekten, Krebse und Weichtiere. Säugetiere machen den überwiegenden Anteil aus, mit Angehörigen der Familien: Bovidae, Camelidae, Cervidae, Suidae, Equidae, Elephantidae, Canidae, Felidae, Mustelidae, Viverridae, Leporidae, Capromyidae, Caviidae, Hydrochoeridae, Chinchillidae, Cricetidae und Muridae. Die Mehrzahl der Arten wird jeweils in einem Kapitel, einige sind zusammengefaßt, besprochen. Einheitlichkeit in der Gliederung (Nomenklatur, Biologie, Anzahl und Verbreitung, Wildform, Domestikation und frühe Geschichte, augenblicklicher Stand, Zukunftsaussicht) wird angestrebt, kann jedoch nicht immer eingehalten werden. Ein vorangestelltes Kapitel über den Anfang der Domestikation leitet allgemein ein, ein weiteres über Taxonomie und Nomenklatur beschließt den Band.

Entsprechend dem Kenntnisstand, der Artenvielfalt und der großen Bearbeiterzahl werden die Arten unterschiedlich gewichtig behandelt. Neben kurzen, eindeutigen und informativen Kapiteln finden sich verwirrende und solche mit einseitiger Betrachtungsweise und Auslegung. Die Literaturverweise am Ende jeden Kapitels sind äußerst knapp und geben das Spektrum wissenschaftlicher Erkenntnis nur ausschnittsweise wieder. So werden gelegentlich ebenfalls alte, frühere Vorstellungen zu Abstammungsfragen dargelegt, obwohl der heutige Wissensstand zu anderer Erkenntnis gelangt ist. Unübersichtlich und kompliziert erscheinen schließlich neuere Vorschläge zur wissenschaftlichen Benennung von Haustieren, da drei Kategorien von Domestikationsformen zu unterscheiden sind. Dennoch stellt das Buch insgesamt eine gute Informationsquelle dar für Leser, die interessiert sind an der Vielfalt von Erscheinungsformen und Nutzungsmöglichkeiten solcher Tiere, die in menschlicher Obhut anderen Selektionsbedingungen unterworfen sind als ihre Stammformen in freier Wildbahn.

D. KRUSKA, Kiel

RENNER, M.: **Kükenthal's Leitfaden für das Zoologische Praktikum.** 19., neubearb. Aufl. Stuttgart, New York: Gustav Fischer Verlag 1984. XIV + 505 S., 229 Abb., DM 54,–. ISBN 3-437-20323-1.

Vor 86 Jahren ist der „Kükenthal" zum erstenmal erschienen, jetzt liegt er in der 19. Auflage vor. Nichts beweist deutlicher die Wichtigkeit dieses Leitfadens für das zoologische Praktikum und seine Wertschätzung bei Dozenten und Studenten als dieses hohe Alter. Mehrmalige, dem jeweiligen Wissensstand entsprechende Neubearbeitungen, zuletzt nun in dieser neuesten Auflage, haben dafür gesorgt, daß er nicht alt – im Sinne von veraltet – geworden ist; nach wie vor genügt er modernen Ansprüchen.

Im Aufbau und in der Anordnung der Kapitel hat sich im Vergleich zu den vorherigen Auflagen

nichts Wesentliches geändert: Auf die Einleitung mit allgemeinen, praktikumsbezogenen Hinweisen folgen kapitelweise die einzelnen Gruppen in systematischer Abfolge. Darin wird nach technischen Vorbemerkungen (Materialbeschaffung, Tötung, Herstellung von Präparaten) eine allgemeine Übersicht gegegeben, die den Studenten vornehmlich mit den morphologischen Eigenheiten der jeweils behandelten systematischen Gruppe vertraut macht. Im speziellen Teil wird dann als Repräsentant für diese systematische Gruppe die zu präparierende Art vorgestellt: Nach äußerer Betrachtung und Erläuterung von Präparationsschritten werden die einzelnen Organsysteme in erster Linie makroskopisch, doch z.T. auch mikroskopisch beschrieben.

Die Notwendigkeit, Tiere zu präparieren, um Einsichten in Bau und Organisation zu erlangen, steht außer Frage. Da heute immer mehr Arten in ihrem Bestand bedroht sind, ist dabei natürlich Geboten des Natur- und Artenschutzes Rechnung zu tragen: es ist anzustreben, züchtbare oder zumindest in ihrem Bestand ungefährdete Tiere zu verwenden. Diesem Erfordernis unserer Zeit kommt der neue „Kükenthal" nach; so wurde z.B. die Teichmuschel durch die Miesmuschel ersetzt. Auch bei Amphibien und Reptilien wird die Präparation anderer Arten als bisher empfohlen; Anleitungen und Beschreibungen wurden dementsprechend verändert.

Die umfangreiche systematische Gliederung des Tierreichs wurde erweitert und neuesten Erkenntnissen angepaßt; die Benutzung auch als Lehrbuch oder Nachschlagewerk wird durch das ausführliche Register erleichtert. Ich bin sicher, daß der „Kükenthal" wie bisher auch zukünftig weite Verbreitung finden und für das Studium der Zoologie unentbehrlich sein wird. D. Heinrich, Kiel

Becker, C.: **Orang-Utans und Bonobos im Spiel.** Untersuchungen zum Spielverhalten von Menschenaffen. München: Profil Verlag 1984. 226 S., 131 Abb., 24 Tab. DM 36,–. ISBN 3-89019-126-6.

Nach einer einleitenden Übersicht über das Schrifttum zum Thema „Spieltheorien" berichtet der Verfasser ausführlich über eigene Beobachtungen an 147 Orangs und 28 Zwergschimpansen in 21 europäischen Zoos. In zwei Hauptabschnitten werden Sozialspiel und Objektspiel gesondert behandelt, und zwar wird jeweils differenziert nach Alter, Geschlecht und sozialer Stellung in der Gruppe. Die Ergebnisse aus 2199 Beobachtungsstunden werden eingehend dokumentiert in Beschreibung, Text, Einzelbeispielen und Tabellen. Durch Zoo-Haltung und Milieuveränderung bedingte Verhaltensweisen werden durch Berücksichtigung der Angaben über freilebende Tiere aus der Literatur kritisch analysiert. Die Fülle der Einzeldaten ist für eine Kurzbesprechung nicht geeignet. An allgemein wichtigen Ergebnissen ist folgendes hervorzuheben: Die beiden untersuchten Menschenaffen sind nicht nahe verwandt, sind aber unter den rezenten Pongiden am stärksten an arboricole Lebensweise angepaßt. Trotz weitgehender Übereinstimmung in der Struktur des Spielverhaltens gibt es zahlreiche artspezifische Verhaltenselemente und Spielformen (Aufforderung zum Sozialspiel, Dauer des intraspezifischen Spieles bei Orang 75,4, beim Bonobo 35,7 s, Abhängigkeit der Sozialspiele von Gruppengröße und Zusammensetzung). Auch beim Objektspiel ergeben sich eine große Fülle artspezifischer Einzelelemente. Orangs zeigen, entsprechend der semisolitären Struktur, erheblich größeres Interesse an Objektspielen, während bei Zwergschimpansen, die in Gruppen leben, stärker soziale Spiele beobachtet werden. Umweltsituationen, Anpassungsfähigkeit und Spielverhalten im Hinblick auf die Sozialsituation der Jungtiere werden analysiert. Es wird dargelegt, daß das Objektspiel bei beiden Arten aktivitätssteigernd wirkt, und daß Auswechseln der Materialien in der reizarmen Umgebung wenigstens teilweise den Ausfall natürlicher Verhaltensabläufe (Nahrungssuche, Feindvermeidung usw.) kompensieren kann. Die Arbeit enthält eine Fülle von Anregungen, die vor allem dem Tiergärtner von Nutzen sind. D. Starck, Frankfurt/M.

Susman, R. L. (ed.): **The Pygmy Chimpanzee.** Evolutionary Biology and Behavior. New York, London: Plenum Press 1984. 435 p., US$ 49.50. ISBN 0-306-41595-X

Der Zwergschimpanse, *Pan paniscus*, wurde erst 1928 von E. Schwarz zunächst als Unterart von *Pan troglodytes* beschrieben. H. Coolidge (1933) erhob das Taxon zu Speziesrang. Die langwierige und verwirrende Geschichte der Entdeckung und der Klärung der taxonomischen Einordnung des Zwergschimpansen wird im einleitenden Kapitel dieser Monographie ausführlich geschildert. Heute ist, nicht zuletzt auch durch vorliegendes Buch, die Auffassung von Coolidge nahezu allgemein akzeptiert, wenn auch die Auffassung, *Pan paniscus* sei „nur" ein verzwergter Schimpanse, gelegentlich erneut vorgebracht wird. Das geringe Museumsmaterial (vor allem im Tervuren-Museum) und der beschränkte Umfang der Freilandbeobachtungen im Vergleich zu den anderen Menschenaffen haben lange Zeit die Beurteilung erschwert. Dem vorliegenden Band kommt eine große Bedeutung zu, weil in 17 Kapiteln unsere heutigen Kenntnisse durch Sachkenner zusammengefaßt und ausgewertet

werden. Dabei wird zugleich deutlich, wie lückenhaft unser Wissen um den Zwergschimpansen noch ist. Die beiden Beiträge über Blutgruppen und Bluteiweißkörper sprechen deutlich für eine artliche Trennung beider Formen. Die äußerst geringe Variabilität der Blutgruppen bei Zwergschimpansen mag darauf zurückzuführen sein, daß alle untersuchten Individuen nahe verwandt waren. 6 Beiträge sind der Morphologie gewidmet, befassen sich aber ausschließlich mit metrischen Untersuchungen (Einfluß der absoluten Körpergröße auf Formgestaltung, Analyse spezieller Anpassungen). Es ist zu bedauern, daß das umfangreiche europäische Schrifttum zum Allometrieproblem unberücksichtigt bleibt. Morphologische Daten über Organe (Gehirn, Genitalien usw.) fehlen, dürften aber in Zukunft noch neue Befunde erwarten lassen. Angaben über postnatale Entwicklung und Wachstum sind überraschenderweise nicht berücksichtigt, obgleich Zucht und Aufzucht von Zwergschimpansen in mehreren Zoos gelungen sind. Relativ ausführlich sind die Berichte über ökologische und verhaltensbiologische Untersuchungen an freilebenden Zwergschimpansen, vor allem zur Ernährungsbiologie (ausführliche Listen von Futterpflanzen). Carnivorie (Insekten, *Cephalophus*-Jungtiere) kommt vor, wenn auch deutlich seltener als bei *P. troglodytes.* Unterschiede zwischen *P. paniscus* und *P. troglodytes* betreffen außerdem Individuenzahl und -dichte der einzelnen Gruppen (inwieweit milieubedingt?), Sexualverhalten, Futteraustausch und Lokomotionsweise.

Die erwähnten Lücken erlauben es noch nicht, von einer abgeschlossenen Monographie der Art *Pan paniscus* zu sprechen. Doch liegt mit diesem Buch ein wichtiger Zwischenbericht über unseren heutigen Kenntnisstand vor, der viele neue Kenntnisse und Einsichten vermitteln kann und vor allem für Primatologen und Verhaltensbiologen von großem Interesse ist. D. Starck, Frankfurt/M.

Nickel, R.; Schummer, A.; Seiferle, E.: **Lehrbuch der Anatomie der Haustiere**. Bd. I. Bewegungsapparat. 5. überarb. Aufl. von J. Frewein, K. H. Wille und H. Wilkens. Berlin und Hamburg: Paul Parey 1984. 542 S., 517 Abb., DM 168,–, ISBN 3-489-67416-2.

Der erste Band des bewährten Lehrbuches der Anatomie der Haustiere, der vor nunmehr 30 Jahren in erster Auflage erschien, liegt jetzt in überarbeiteter und ergänzter 5. Auflage vor. Nach dem Tode von A. Schummer und E. Seiferle ist die Bearbeitung des Werkes Vertretern einer jüngeren Generation anvertraut worden. Der erste Band enthält eine allgemeine Einführung (zoologische Systematik der Haustiere, Grundlagen der Morphologie) und behandelt in gewohnt zuverlässiger und ausführlicher Weise den Stoff. Die Konzeption des Werkes ist unverändert, die Gestaltung in Text und Abbildungen hervorragend. Durch geringfügige Ergänzungen ist das Buch auf neuesten Stand gebracht. Insbesondere wurde das Literaturverzeichnis ergänzt. Dem Werk ist die führende Stellung als umfassendes Lehrbuch der deskriptiven und funktionellen Anatomie der Haustiere und als Referenzwerk gesichert.

D. Starck, Frankfurt/M.

Merritt, J. F.: **Winter ecology of small mammals.** Pittsburgh: Special Publication of Carnegie Museum of Natural History No. 10, 1984. 380 pp. US$ 45.00. ISBN 0-935868-10-0.

Während des 2. Internationalen Theriologenkongresses 1978 in Brno bildete sich eine Gruppe von Forschern mit vornehmlichen Interessen an den besonderen Lebensbedingungen, die sich im Winter für kleine Säugetiere nördlicher sowie montaner und alpiner Regionen ergeben. Botaniker, Mammalogen, Ethologen, Anatomen, Ökologen und Physiologen diskutierten vielfältige Probleme. Aus diesen Anfängen entstand ein multidisziplinäres Colloquium im Oktober 1981 in Pittsburgh, an dem 45 Forscher aus USA, Kanada, Finnland, Schweden, ČSSR und UdSSR teilnahmen. Die 36 Vorträge – teils Übersichtsreferate, teils Originalarbeiten – sind in diesem Buch zusammengefaßt. Folgende große Themenkreise werden behandelt: geografische Faktoren nördlicher Breiten; mikroklimatische Bedingungen unter geschlossener Schneedecke; subnivaler Pflanzenwuchs; saisonal bedingte anatomische, metabolische und thermoregulatorische Adaptationen kleiner Säuger; Energiehaushalt und Aktivitäten unter Schnee; Winteraggregationen; solitär und sozial genutzte Nester; Winterreproduktion allgemein sowie in Beziehung zu Populationsdynamik und zum Nahrungsangebot; saisonale Änderungen von Populationsdichten, Aggressivität, Territorialität und circadianen Aktivitätsrhythmen. Die Vorträge legen Ergebnisse von Freilanduntersuchungen unter natürlichen und experimentellen Bedingungen dar aus unterschiedlichen Regionen der Welt und an mehreren Rodentia- und Insektivorenarten.

Insgesamt ist eine vielseitige und interessante Dokumentation entstanden, die viele Fragen beantwortet, aber gleichzeitig zu weiterführenden Untersuchungen anregt. D. Kruska, Kiel

Erscheinungsweise und Bezugspreis 1985: 6 Hefte bilden einen Band. Jahresabonnement Inland: 270,– DM zuzüglich 13,80 DM Versandkosten, Gesamtpreis 283,80 DM einschließlich 7 % Mehrwertsteuer. Jahresabonnement Ausland: 270,– DM zuzüglich 24,– DM Versandkosten. Das Abonnement wird zum Jahresanfang berechnet und zur Zahlung fällig. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht spätestens am 15. November eine Abbestellung im Verlag vorliegt. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 50 (1985) 4, 185–248
InterCode: ZSAEA 7 50 (4), 185–248 (1985)

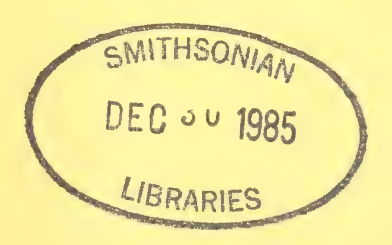
Mit drei Beilagen des Verlages Paul Parey

5), 249–320, Oktober 1985 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde





Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

© 1985 Paul Parey. Verlag: Paul Parey, Hamburg und Berlin. Anschriften: Spitalerstr. 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstr. 44–47, D-1000 Berlin 61. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., D-2240 Heide/Holst.

Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz bei europäischen Spitzmäusen (Soricidae)

Von A. Nagel[1, 2]

Aus der AG Stoffwechselphysiologie am Zoologischen Institut der Universität Frankfurt

Eingang des Ms. 13. 3. 1985

Abstract

Oxygen consumption, temperature regulation and heart rate in European shrews (Soricidae)

Crocidura russula show (even in the range of normothermia 32–37 °C) a great variation of body temperature. The mean is 34.5 °C. Within the ambient temperature range of 10–25 °C (during food shortage) there often appears a lethargic state (torpor), with a decrease of body temperature even to 17.9 °C *(Crocidura russula)*. Body temperature of the examined Soricinae is less variable; the mean value is 37.3 °C *(Neomys fodiens)* and 38.3 °C *(Sorex araneus)*, respectively.

The thermal neutral zone of *Crocidura russula* is about 30 °C with a basal metabolic rate of 2.45 ml O_2/gh. This value lays 10 % above the expected mass specific level. During torpor metabolism is reduced by approximately 70–80 %. *Neomys fodiens* shows a wide thermal neutral zone between 35 and 20 °C, whereas that of *Sorex araneus* is about 20 ° C. The basal metabolic rates are 69 % (3.22 ml O_2/gh) respectively 228 % (7.43 ml O_2/gh) above the predicted value.

In *Crocidura russula* the mean basal heart rate is 443 beats/min. This value is 5 % below the expected value. During torpor the heart rate drops to an average of 147 beats/min. The values of *Neomys fodiens* and *Sorex araneus* are 5 % (422/min.) respectively 25 % (627/min.) above the predicted value.

The low level of body temperature and metabolic rate, combined with the low heart rate and the ability for torpor were interpreted as an adaptation to relatively warm habitats. The high body temperature and the corresponding high metabolic rate and heart rate of Soricinae are considered as an adaptation to relatively cold environments.

Einleitung

Unter den Spitzmäusen findet man die kleinsten homoiothermen Tiere. Das Verhältnis von Körperoberfläche zu Körpermasse ist bei ihnen so ungünstig, daß der größte Teil der Nahrung zur Aufrechterhaltung der konstanten Körpertemperatur benötigt wird. Dies äußert sich auch in dem großen Nahrungsbedarf, der pro Tag sogar die eigene Körpermasse übertreffen kann. Die Ansicht, wonach alle Spitzmäuse einen viel intensiveren Stoffwechsel als andere vergleichbar großen Säugetiere haben (Pearson 1947; Morrison 1948) wurde bis vor wenigen Jahren vertreten. Eine Revision dieser Ansicht wurde jedoch notwendig, als neben Vertretern der Rotzahnspitzmäuse (Soricinae) die ersten Weißzahnspitzmäuse (Crocidurinae) untersucht wurden (Balakrishnan und Nair 1974; Dryden 1974; Fons und Sicart 1976; Vogel 1976; Nagel 1977). Bei ihnen lagen die Stoffwechselraten unerwartet niedrig. Die europäischen Crocidurinae sind darüber hinaus noch in der Lage, in energiesparende Lethargie zu verfallen (Wahlström 1929; Kusnetzov 1972; Vogel 1974; Nagel 1977; Frey 1979).

[1]Vormals Institut für Biologie III, Lehrstuhl Zoophysiologie, Abteilung Physiologische Ökologie der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, 74 Tübingen. – [2]Diese Arbeit ist Teil einer Dissertation an der Universität Tübingen.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5005-0249 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 249–266

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

In der vorliegenden Arbeit wurde untersucht, worauf die unterschiedlichen Stoffwechselreaktionen gegenüber der Umgebungstemperatur in den beiden Unterfamilien – Soricinae und Crocidurinae – beruhen und ob sie Anpassungen an die Lebensräume darstellen. Als Grundlage dafür diente ein Vergleich der Stoffwechselraten, der Körpertemperaturen und der Herzfrequenz von drei europäischen Spitzmausarten.

Material und Methode

Für die Untersuchungen standen 10 *Sorex araneus* aus dem Raum Tübingen, 14 *Neomys fodiens* aus der Umgebung von Weil der Stadt und 20 *Crocidura russula* aus Südfrankreich (Wildfänge) oder aus Tübingen (langjährige Zucht) zur Verfügung. Die kleineren Arten wurden in Kunststoffkäfigen (30 × 21 × 20 cm oder 19 × 34 × 20 cm), *Neomys fodiens* in Aqua-Terrarien (38 × 87 × 40 cm) mit einem 1,5 l Schwimmbecken gehalten. Als Einstreu diente ein Gemisch aus feuchtem Torf und Sand; als Unterschlupf Moospolster und Rindenstücke und als Nistmaterial Heu. *Crocidura russula* und *Neomys fodiens* wurden bei natürlichem Licht-Dunkel-Wechsel und einer Umgebungstemperatur von 22 ± 2 °C (rel. Feuchte 50 ± 10 %) gehalten. *Sorex araneus* wurde bei einem Licht-Dunkel-Wechsel von 12:12 h und einer Umgebungstemperatur von 15 °C gehalten. Als Futter erhielten die Spitzmäuse abwechselnd Rinderherz und Mehlwürmer. Trinkwasser stand ad lib. zur Verfügung; einmal in der Woche wurde das Multivitaminpräparat „Protovita“ (La Roche) zugefügt. An *Neomys fodiens* wurden ausschließlich Eintagsküken verfüttert. Der O_2-Verbrauch wurde in offenen Systemen gemessen (Hartmann und Braun Oxytest 5 und Beckman Oxygen Analyzer G_2, Meßbereich 2 % O_2-Defizit). Die Registrierung erfolgte mit einem Punktdrucker (Wärmetechnik Stuttgart KG, Typ NSK) oder mit einem Circuitschreiber (Honeywell, Typ Electronic 15). In allen Versuchen betrug der Luftdurchsatz des Meßsystems 14,25 l/h STPD (Depocas et al. 1957). Die Stoffwechselmeßküvette befand sich in einem regelbaren Temperaturschrank (Ehret). Der O_2-Verbrauch wurde jeweils über mindestens 1 h Dauer ermittelt. Bei Umgebungstemperaturen von 15–20 °C betrug die Meßzeit bis zu 24 h. Die aufgeführten Werte stellen, wenn nicht besonders vermerkt, die Mittelwerte über mindestens 15 min dar. Die Tiere erhielten mehrere Stunden vor Versuchsbeginn kein Futter mehr. Zur gleichzeitigen Messung des O_2-Verbrauchs und der Herzfrequenz (EKG) wurde eine spezielle Stoffwechselküvette (Nagel 1985) verwendet. Die Körpertemperatur wurde rektal jeweils am Versuchsende ermittelt. Dazu wurde der Temperaturfühler des elektronischen Thermometers (Thermophil, Ultrakust, Meßgenauigkeit ± 0,2 °C) 18 mm weit in das Rektum eingeschoben. Alle Massebestimmungen der Tiere bzw. Organe wurden auf einer Mettler Waage (Genauigkeit ± 1 mg) vorgenommen. Die Regressionsgeraden wurden nach der Methode der kleinsten Quadrate berechnet. Auf Besonderheiten der Methode wird an entsprechender Stelle eingegangen.

Abkürzungen: Kt = Körpertemperatur (Rektaltemperatur); Ut = Umgebungstemperatur; KM = Körpermasse; Hf = Herzfrequenz; TNZ = Thermische Neutralzone

Ergebnisse

Körpertemperaturen bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Homoiotherme Tiere regulieren ihre Körpertemperaturen auch bei drastischen Veränderungen der Umgebungstemperatur relativ konstant. Die Spanne der dabei auftretenden Körpertemperaturen gibt Aufschluß über die Leistung der physiologischen und physikalischen Regulationsmechanismen. Aus diesem Grunde wurden die Rektaltemperaturen jeweils am Ende der Stoffwechselversuche (Dauer 1–24 h, Ut 2–38 °C, Lichtphase) gemessen.

Crocidura russula: Die Mehrzahl der Werte (Abb. 1) liegt im Bereich von 32–37 °C jedoch treten vor allem bei Umgebungstemperaturen von 15–25 °C auch aus wesentlich niedrigere Körpertemperaturen auf. Die Fähigkeit zur Temperaturkontrolle steht aber außer Zweifel, da *Crocidura russula* selbst bei 2 °C Umgebungstemperatur über mehrere Stunden hinweg die Körpertemperatur konstant zu halten vermag (Normothermie). Bei Umgebungstemperaturen von 15–25 °C sinkt die Körpertemperatur häufig unter 30 °C ab. Im Extremfall werden dabei Körpertemperaturen um 18 °C erreicht. Die Tiere geraten in Schlaflethargie, aus der sie spontan oder nach einem Wecksignal wieder erwachen können. Eine genaue Grenze zwischen Wachzustand und Lethargie ist nicht erkennbar. Sie wird

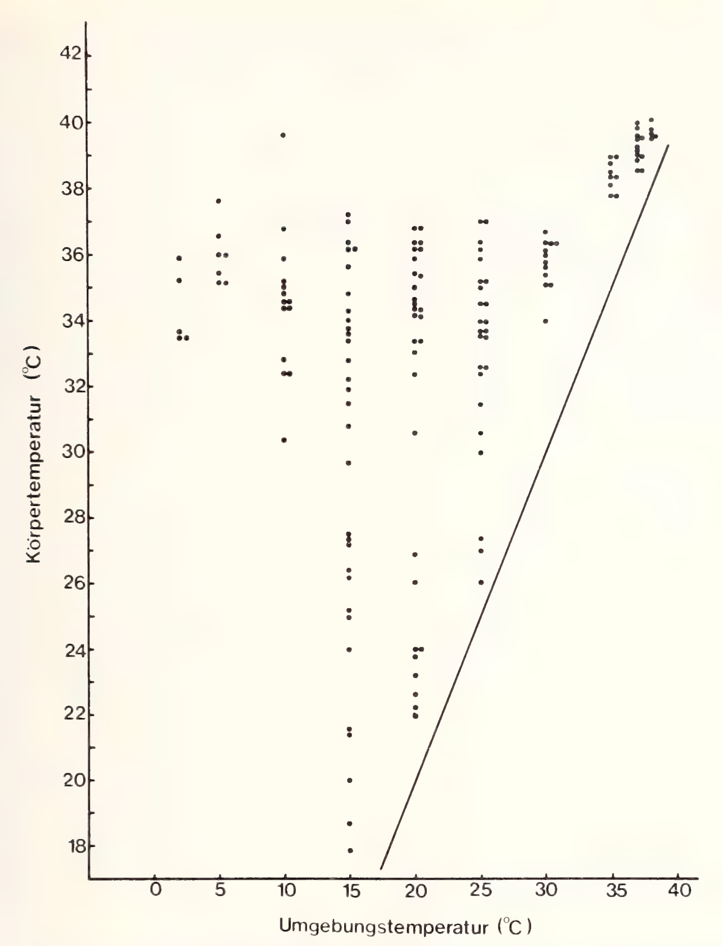


Abb. 1. Einzelwerte der Körpertemperatur von *Crocidura russula* bei verschiedenen Umgebungstemperaturen (2–38 °C) nach jeweils 1–24 h Exposition

hier willkürlich bei 30 °C festgelegt. Steigt die Umgebungstemperatur über 30 °C, so steigt auch die Körpertemperatur über den normothermen Bereich an und nähert sich der Umgebungstemperatur. Die Grenze der Regulation ist hier erreicht. Aus den Mittelwerten (ausgenommen die extrem niedrigen Körpertemperaturen der lethargischen Versuchstiere, KT <30 °C) geht die Leistungsfähigkeit des Regulationssystems noch anschaulicher hervor. Während in dem großem Bereich von 2–25 °C eine mittlere Körpertemperatur von 34,5 ± 1,8 °C auch nach mehrstündigen Belastungen eingehalten wird, erfolgt bereits bei 30 °C ein markanter Anstieg der Körpertemperatur (Kt 35,8 ± 0,8 °C). Bei 38 °C treten die höchsten Körpertemperaturen auf (39,8 ± 0,2 °C). In keinem Fall waren die Spitzmäuse in der Lage, ihre Körpertemperatur auf Werte unter der hohen Umgebungstemperatur zu regulieren. Ihre Toleranz gegenüber den hohen Umgebungstemperaturen ist jedoch erstaunlich groß.

Neomys fodiens: Im Vergleich zu *Crocidura russula* fällt die geringe Variation der Körpertemperatur auf (Abb. 2). Sie beträgt von 2–25 °C Umgebungstemperatur nur etwa 2 °C (36–38 °C). Erst bei Umgebungstemperaturen über 30 °C steigt die Körpertemperatur an und erreicht bei 35 °C bereits 40 °C. Der Anstieg der Körpertemperatur auf 42 °C führte

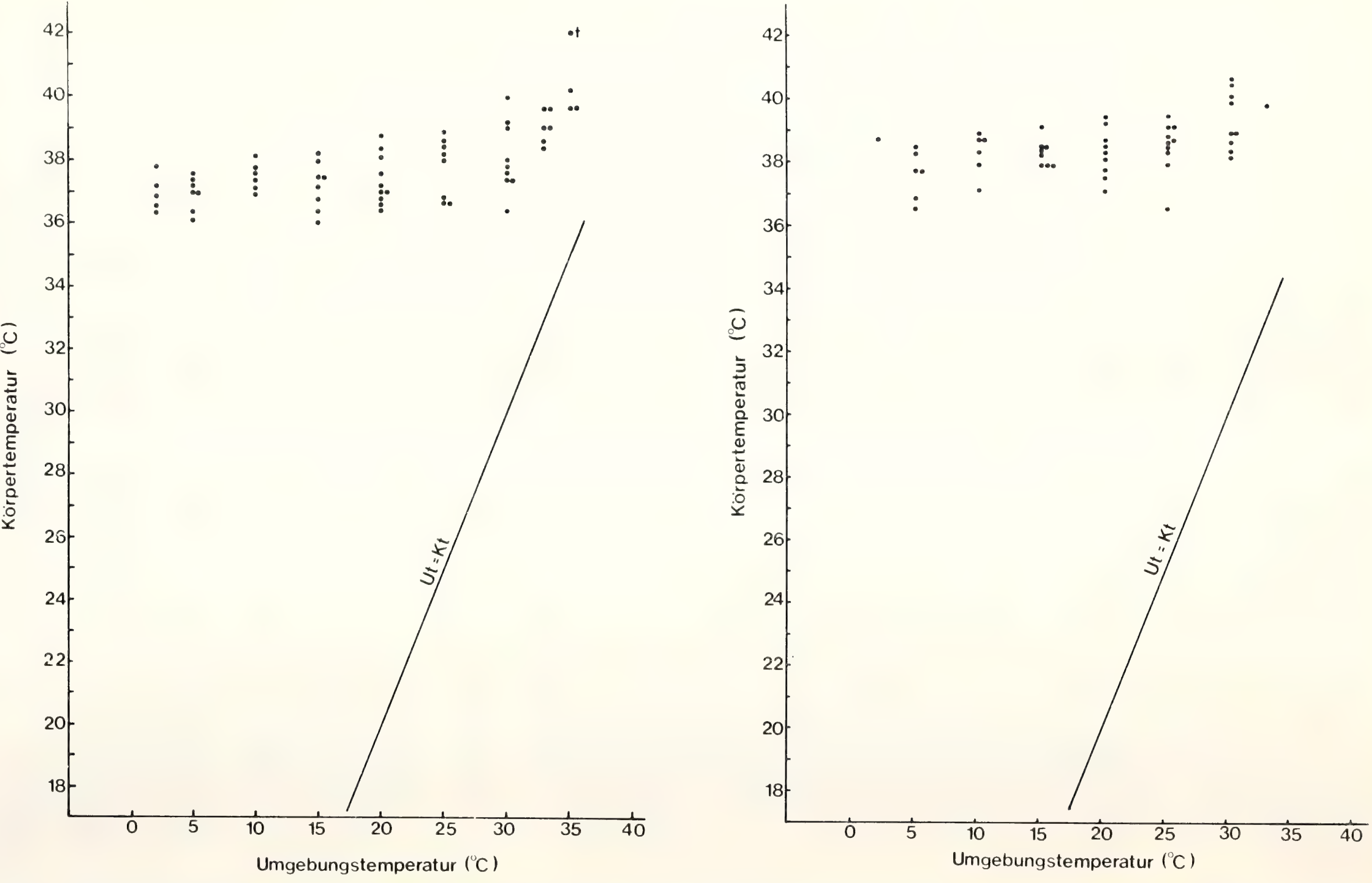


Abb. 2 (links). Einzelwerte der Körpertemperatur von *Neomys fodiens* bei Umgebungstemperaturen von 2–35 °C nach jeweils 1–6 h Exposition. – *Abb. 3 (rechts).* Einzelwerte der Körpertemperatur von *Sorex araneus* bei Umgebungstemperaturen von 2–33 °C nach jeweils 1–4 h Exposition. Der Einzelwert bei 33 ° wurde nach einer Versuchsdauer von 15 min ermittelt

in diesem Fall zu einer irreversiblen Hitzeschädigung (Hitzetod) des Versuchstieres. Lethargische Zustände konnten bei *Neomys fodiens* niemals beobachtet werden. Die Mittelwerte ergeben im Bereich von 2–25 °C eine durchschnittliche Körpertemperatur von 37,3 ± 0,7 °C. Bei 35 °C steigt sie auf 39,8 ± 0,3 °C an. *Neomys fodiens* besitzt somit eine relativ konstante Körpertemperatur, die außerdem noch höher liegt als bei der schon besprochenen Crocidurinae.

Sorex araneus: Wie bei *Neomys fodiens* ist die Variationsbreite der Körpertemperatur bei *Sorex araneus* nur gering (Abb. 3). Sie reicht bei Umgebungstemperaturen von 5–25 °C von 37–39,5 °C und liegt damit um 1 °C höher als bei *Neomys fodiens.* Schon bei 30 °C Umgebungstemperatur steigt die Körpertemperatur deutlich an (teilweise über 40 °C). Lethargie mit tiefer Körpertemperatur wurde bei *Sorex araneus* nie beobachtet. Die Mittelwerte ergeben für *Sorex araneus* im Bereich von 2–25 °C eine durchschnittliche Körpertemperatur von 38,3 ± 0,7 °C. Bei 30 °C steigt sie auf 39,4 ± 0,9 °C an. Damit hat *Sorex araneus* von allen untersuchten Arten die höchste durchschnittliche Körpertemperatur; sie reagiert auch gegen Hitzebelastung am empfindlichsten.

O_2-Verbrauch bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Der O_2-Verbrauch wurde bei verschiedenen Temperaturstufen ermittelt. Da ein Teil der Meßküvette gleichzeitig als Schlafplatz für die Tiere diente, war sichergestellt, daß der O_2-Verbrauch wirklich an ruhenden Tieren gemessen wurde. Die Registrierung erfolgte über mindestens 1 Stunde; bei Umgebungstemperaturen von 15–25 °C bis zu 24 Stunden. Die Berechnung des O_2-Verbrauchs erfolgte stets aus den Mittelwerten von mindestens 15 1-Minuten-Werten. Zur Berechnung des massespezifischen Erwartungswertes wurde als kalorisches Äquivalent 4,485 cal/ml O_2 (Eiweißverbrennung, nach Aschoff 1971) herangezogen.

Crocidura russula: Die Mittelwerte des O_2-Verbrauchs (Abb. 4) für die einzelnen Temperaturstufen zeigen, daß bei den normothermen Spitzmäusen der Bereich der geringsten Stoffwechselintensität bei 30 °C Umgebungstemperatur liegt. Der O_2-Verbrauch beträgt hier nur 2,4 ml/gh. Er liegt etwa 10 % über dem massespezifischen Erwartungswert nach Kleiber (1967). Die kritischen Umgebungstemperaturen liegen zwischen

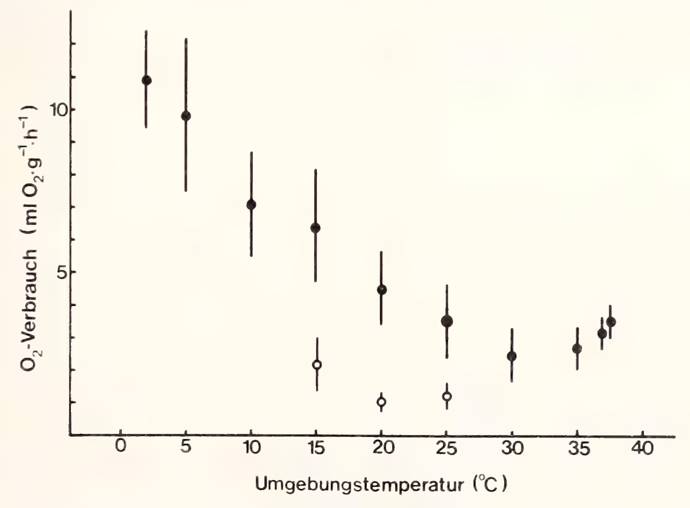


Abb. 4. Mittelwerte und Standardabweichungen des O_2-Verbrauchs von *Crocidura russula* bei Umgebungstemperaturen von 2–38 °C nach jeweils 1–24 h Exposition. ● = normotherm, ○ = lethargisch

30–25 °C bzw. 30–35 °C. Unterhalb der unteren kritischen Temperatur können Wärmeverluste nicht mehr durch physikalische Regulation ausgeglichen, sondern müssen durch eine entsprechende Steigerung der Wärmeproduktion wettgemacht werden. Der Anstieg des O_2-Verbrauchs ist deshalb auch ein Maß für die thermische Isolation des Körpers. Bei den normothermen *Crocidura russula* erfolgt dieser Anstieg nach der Gleichung: y [ml O_2/gh] = 10,58 [ml O_2/gh] – 0,285 [ml O_2/gh °C] × Ut [°C] (r = 0,74). Der durchschnittliche O_2-Verbrauch bei 2 °C Umgebungstemperatur beträgt demnach 10,0 ml/gh; er liegt 4mal höher als der Basalstoffwechsel. Die Steigung der Regressionsgeraden bei konstanter Körpertemperatur entspricht der „minimal thermal conductance". Sie beträgt 0,285 ml O_2/gh °C. Dies sind 14 % weniger als der massespezifische Erwartungswert nach Herreid und Kessel (1967). Der Übergang zur Lethargie führt zu einer erheblichen Erniedrigung des O_2-Verbrauchs. Die geringsten Werte liegen stets bei 20 °C Umgebungstemperatur. Der durchschnittliche O_2-Verbrauch beträgt hier nur 0,9 ml/gh. Im Vergleich zu den normothermen Tieren entspricht dies bei gleicher Umgebungstemperatur (20 °C) einer Reduktion um 80 %. Bei 15 °C beträgt die Reduktion nur noch 67 % und bei 25 °C 65 %. Die große Variationsbreite der Einzelwerte geht auf die große Spanne der Körpermasse wie auch auf die unterschiedlichen Körpertemperaturen zurück. Der O_2-Verbrauch von normothermen Tieren (Körpertemperatur 33,4–35,6 °C) läßt in Abb. 5 bei 15 °C Umgebungstemperatur eine Beziehung zur Körpermasse (g) erkennen nach der Gleichung: y = 43,65 × $KM^{-0,894}$. Der O_2-Verbrauch steigt danach von 4,1 ml/gh (14,2 g) auf 6,7 ml O_2/gh (8,1 g), was einer Steigerung um 63 % entspricht. Die Abhängigkeit des O_2-Verbrauchs von der Körpertemperatur (Abb. 6) bei einer konstanten Umgebungstemperatur von 15 °C und ohne Berücksichtigung der Körpermasse, muß in 2 Bereichen dargestellt werden. Im normothermen Bereich (Körpertemperatur über 30 °C)

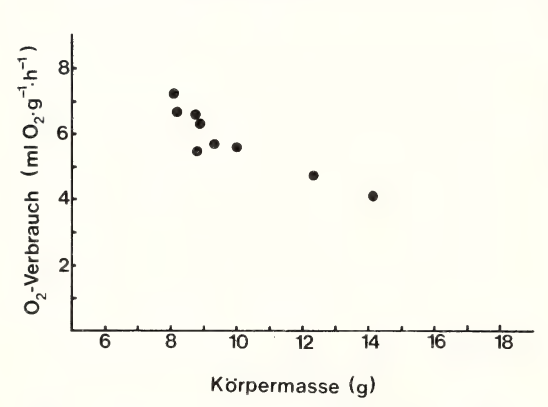


Abb. 5. O_2-Verbrauch von *Crocidura russula* (Einzelwerte) in Beziehung zur Körpermasse (Umgebungstemperatur 15 °C; Körpertemperatur 33,4–35,6 °C)

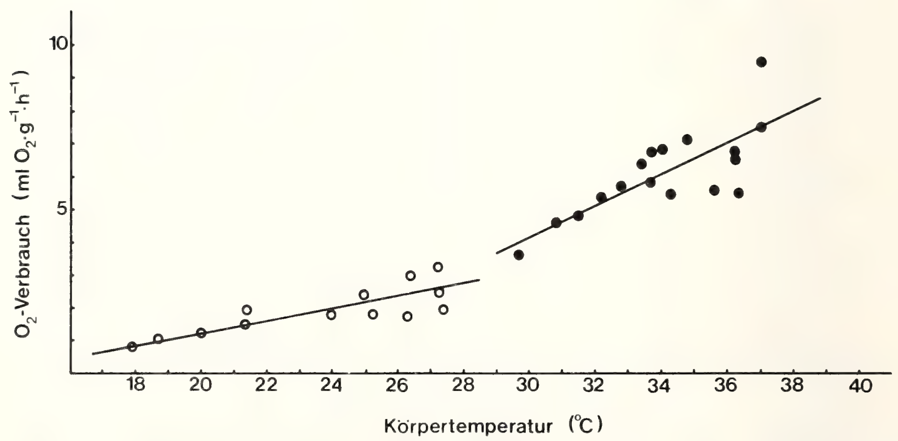


Abb. 6. O_2-Verbrauch von *Crocidura russula* (Einzelwerte) in Beziehung zur Körpertemperatur (Umgebungstemperatur 15 °C; Masse der Versuchstiere 8–11 g). ● = normotherm, ○ = lethargisch

ergibt sich eine Regressionsgerade mit der Gleichung: $y = -10{,}08 + 0{,}476 \times Kt$ ($r = 0{,}74$). Im Lethargiebereich lautet die Gleichung: $y = 2{,}62 + 0{,}193 \times Kt$ ($r = 0{,}85$). Der O_2-Verbrauch steigt demnach im Lethargiebereich viel langsamer als unter normothermen Bedingungen.

Neomys fodiens: Im Vergleich zu *Crocidura russula* ist die Variationsbreite der Einzelwerte (Abb. 7) geringer. Dies entspricht auch den geringeren Schwankungen der Körpertemperatur. Nicht auszuschließen ist eine Beziehung zur Körpergröße (Massen 12–21 g). Die Mittelwerte zeigen eine minimale Stoffwechselintensität bei 30 °C Umgebungstemperatur. Die geringen Unterschiede der Mittelwerte 35, 25 und 20 °C Umgebungstemperatur gegenüber dem Minimalwert lassen eine sehr breite thermische Neutralzone vermuten. Der Minimalstoffwechsel beträgt 3,2 ml O_2/gh; er liegt um 70 % über dem Erwartungswert (1,9 ml O_2/gh). Sinkt die Umgebungstemperatur unter 20 °C, so steigt der O_2-Verbrauch bei 15 °C zunächst stark, dann aber nur noch geringfügig an. Bei 2 °C beträgt der O_2-Verbrauch nur das 2,2fache des Minimalwertes. Die Gleichung der Regressionsgeraden unterhalb 30 °C lautet: $y = 7{,}72 - 0{,}165 \times Ut$ ($r = 0{,}72$). Die „minimal thermal conductance" beträgt 0,165 ml O_2/gh °C. Dieser Wert liegt um 47 % unter dem massespezifischen Erwartungswert (0,243 ml O_2/gh °C). Die Neigung der Geraden ist somit wesentlich geringer als bei den Crocidurinae. Die Ursache hierfür könnte einerseits die größere Körpermasse, andererseits aber auch das dichtere und besser isolierende Fell sein. Eine teilweise Auskühlung der Körperperipherie ist ebenfalls möglich. Bei steigender Umgebungstemperatur (35 °C) ist der O_2-Verbrauch nur wenig erhöht. Er liegt knapp über dem Wert in der thermischen Neutralzone. Das Verhalten der Tiere deutet jedoch auf Hitzestreß hin.

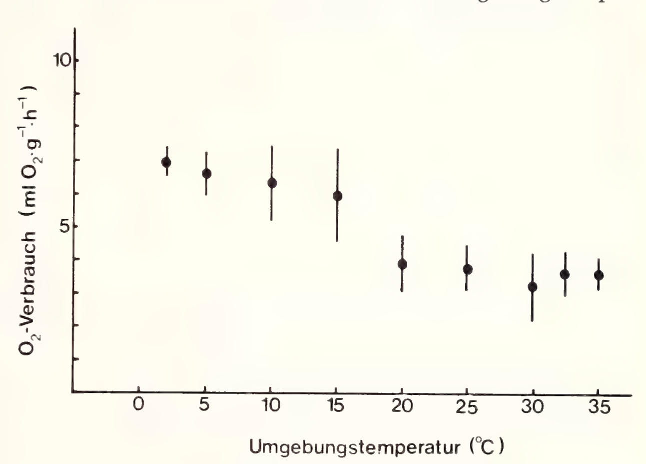


Abb. 7. Mittelwerte und Standardabweichungen des O_2-Verbrauchs von *Neomys fodiens* bei Umgebungstemperaturen von 2–35 °C nach jeweils 1–6 h Exposition

Sorex araneus: Auch hier (Abb. 8) fällt die große Variation der Meßwerte auf, die sich durch eine entsprechende Schwankungsbreite der Körpermasse erklären läßt (6–14 g). Nur 2 der Werte (1 Versuchstier) liegen bei 30 °C Umgebungstemperatur weit unter dem Durchschnitt. Diese Spitzmaus geriet zweimal in Hitzelethargie, die durch eine vollständige Erschlaffung der Skelettmuskulatur gekennzeichnet ist. Dabei lag auch die Körpertemperatur unter der Durchschnittstemperatur. Es ist möglich, daß hier eine Notreaktion zum Schutz vor Überhitzung vorliegt. Die Spitzmaus hat beide Versuche gut überstanden. Die Mittelwerte zeigen, daß sich der niedrigste O_2-Verbrauch bei 20 °C einstellt. Er beträgt 7,4 ml/gh und liegt somit um 228 % über dem massespezifischen Erwartungswert (2,3 ml O_2/gh). Die Erhöhung der Umgebungstemperatur auf 25 °C führt bereits zu einem rapiden Anstieg. Sinkt die Umgebungstemperatur unter 20 °C, so steigt der O_2-Verbrauch an. Er erreicht bei 5 °C jedoch nur das 1,5fache des Minimalwertes. Die Regressionsgerade unterhalb von 20 °C läßt sich durch folgende Gleichung $y = 14{,}9 - 0{,}382 \times Kt$ ($r = 0{,}70$) ausdrücken. Die „minimal thermal conductance" beträgt demnach 0,382 ml O_2/gh °C. Sie liegt um 12 % über dem Erwartungswert (0,342 ml O_2/gh °C).

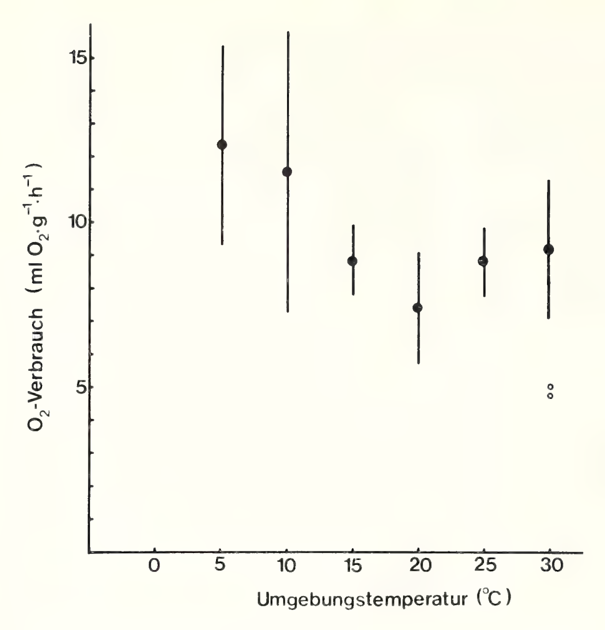


Abb. 8. Mittelwerte und Standardabweichungen des O_2-Verbrauchs von *Sorex araneus* bei Umgebungstemperaturen von 5–30 °C nach jeweils 1–4 h Exposition. ● = normotherm, ○ = hitzelethargisch

Herzfrequenz und O_2-Puls bei verschiedenen Umgebungstemperaturen

Die hohen Stoffwechselraten der Spitzmäuse müssen sich im Herz-Kreislauf-System niederschlagen. Deshalb wurde eine gleichzeitige Registrierung von O_2-Verbrauch und Herzfrequenz durchgeführt. Daraus wurde der O_2-Puls, der ein Maß für die pro Herzschlag transportierte O_2-Menge ist, berechnet. Die minimalen Herzfrequenzen wurden bestimmt und mit dem massespezifischen Erwartungswert nach Wang und Hudson (1971) verglichen (HR = 816 × $W^{-0,25}$; HR = Hf, W = KM).

Crocidura russula: Dem variablen O_2-Verbrauch entsprechend ist auch die Schwankungsbreite der Herzfrequenz sehr groß (Abb. 9). Bei den normothermen Spitzmäusen beträgt die tiefste durchschnittliche Herzfrequenz in der Thermischen Neutralzone 443/min; dieser Wert liegt um 5 % unter dem massespezifischen Erwartungswert (465/min). Bei höheren Umgebungstemperaturen steigt die Herzfrequenz nur langsam an. Eine Erniedrigung der Umgebungstemperatur auf 2 °C führt dagegen zu einem Anstieg auf 828/min; dies bedeutet gegenüber dem Minimalwert fast eine Verdopplung. Bei den lethargischen Spitzmäusen sind die Durchschnittswerte der Herzfrequenz sehr niedrig. Bei 20 °C (147/min), beträgt die Reduktion der Herzfrequenz gegenüber dem Durchschnittswert der normothermen Tiere sogar 76 %. In gleichem Ausmaß ist auch der O_2-Verbrauch erniedrigt. Die geringste Herzfrequenz während der Lethargie beträgt nur 78 Schläge/min (Ut 20 °C). Die Herzfrequenz zeigt bei gleichbleibender Umgebungstemperatur (15 °C) eine Beziehung zur Körpertemperatur (Abb. 10). Bei normothermen Tieren steigt sie nach der Gleichung: y = 51,3 × Kt − 1770 (r = 0,85). Bei den lethargischen Spitzmäusen hat die Regressionsgerade die Gleichung: y = 18,2 × Kt − 230 (r = 0,83). Ändert sich nur die Körpertemperatur, nicht dagegen die Umgebungstemperatur, so wird der O_2-Transport hauptsächlich über die Herzfrequenz geregelt.

Der O_2-Puls (Abb. 11) der lethargischen Tiere und der Tiere mit Körpertemperaturen oberhalb 30 °C unterscheidet sich in dem Temperaturbereich von 20–38 °C kaum. Dies steht im Zusammenhang mit der gleichzeitigen Abnahme des O_2-Verbrauchs und der Herzfrequenz während der Lethargie. Bei einem Rückgang der Umgebungstemperatur von 20 auf 10 °C verdoppelt sich der O_2-Puls annähernd. Bei noch tieferen Umgebungstemperaturen steigt er jedoch nicht mehr erheblich an. Der niedrigste durchschnittliche O_2-Puls liegt bei 30 °C; er beträgt 0,85 µl/Herzschlag. Der höchste durchschnittliche Wert liegt bei 2 °C und beträgt 2,07 µl/Herzschlag. Er steigt somit auf das 2,4fache des Minimalwertes an. Der Beitrag der Herzfrequenz an dem erhöhten O_2-Transport im Gewebe (berechnet nach der Methode von Bartholomew und Tucker 1963) steigt unterhalb der unteren kritischen Temperatur ebenfalls an. Bei 2 °C beträgt der Anteil der

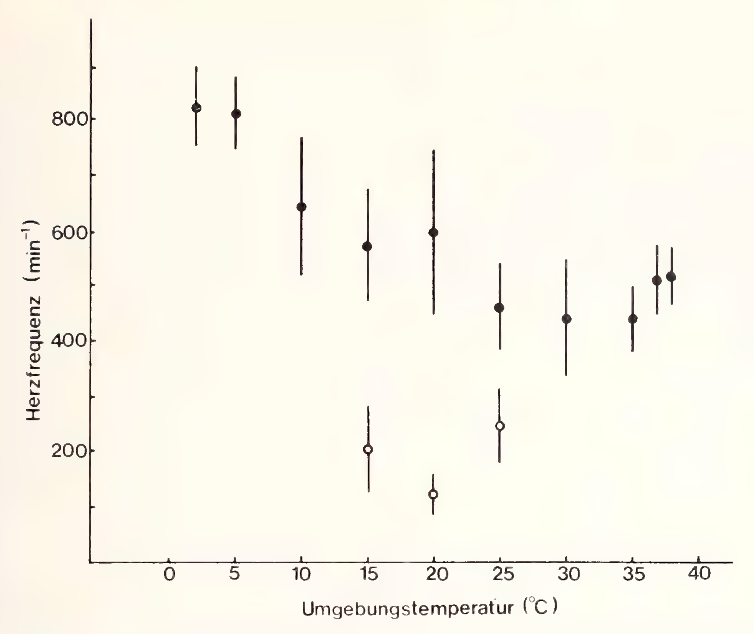


Abb. 9. Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von *Crocidura russula* bei Umgebungstemperaturen von 2–38 °C nach jeweils 1–24 h Exposition. ● = normotherm, ○ = lethargisch

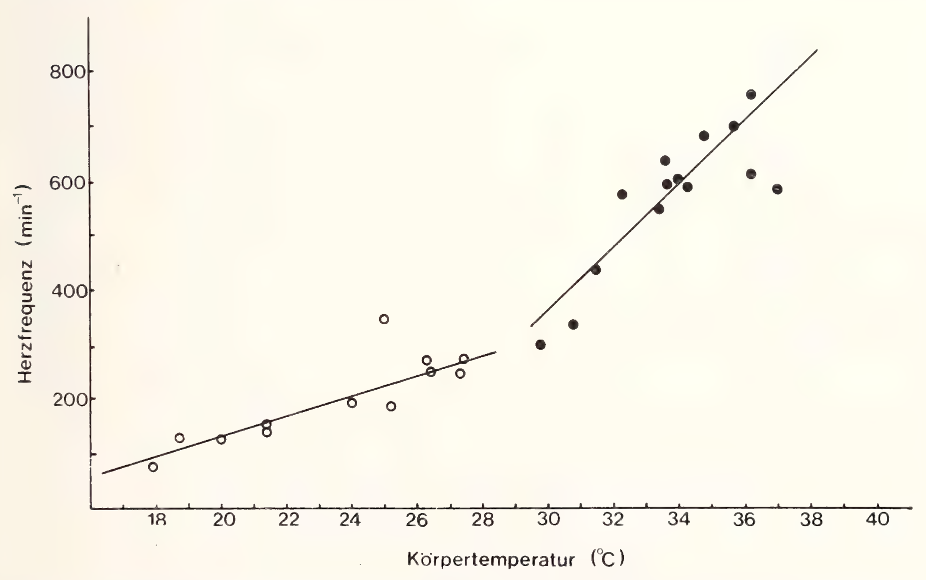


Abb. 10. Herzfrequenz von *Crocidura russula* bei verschiedenen Körpertemperaturen (17,9–37,0 °C). Die Umgebungstemperatur betrug bei allen Versuchen 15 °C. Masse der Tiere 8–11 g. ● = normotherm, ○ = lethargisch

Herzfrequenz an der Erhöhung des O_2-Transports 38 %; der Anteil des O_2-Pulses gegenüber dem niedrigen Wert in der Thermischen Neutralzone beträgt dagegen 62 %. Oberhalb der oberen kritischen Temperatur steigt der O_2-Puls ebenfalls an.

Neomys fodiens: Die Herzfrequenz (Abb. 12) zeigt im Vergleich zu *Crocidura russula*

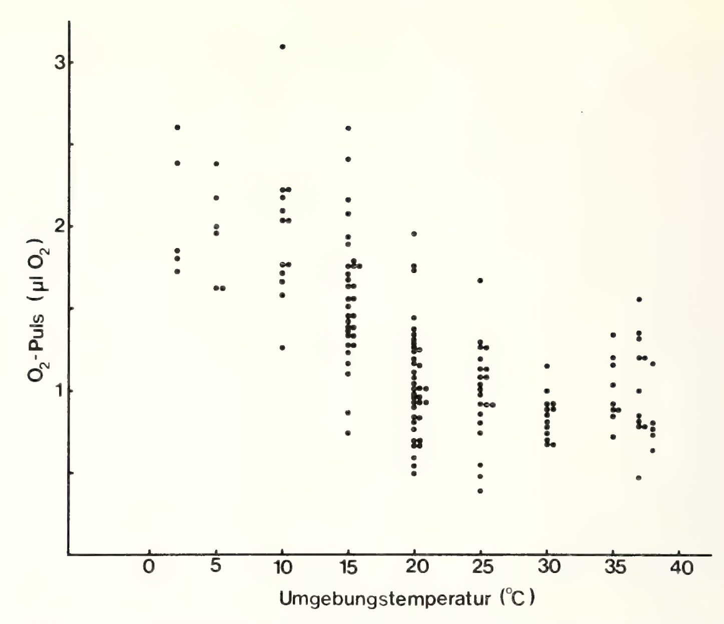


Abb. 11. O_2-Puls von *Crocidura russula* (Einzelwerte) bei Umgebungstemperaturen von 2–38 °C nach jeweils 1–24 h Exposition

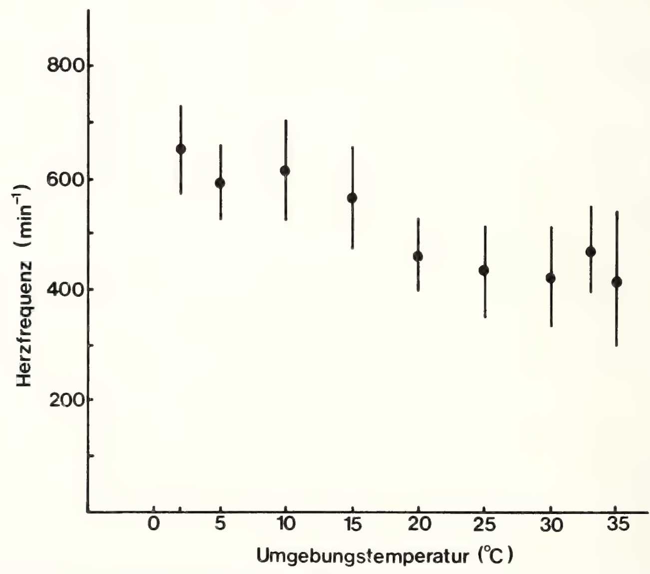


Abb. 12. Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von *Neomys fodiens* bei Umgebungstemperaturen von 2–35 °C nach jeweils 1–6 h Exposition

eine geringe Variationsbreite. Dies entspricht der weitgehend konstanten Körpertemperatur dieser Spitzmäuse. Der tiefste Einzelwert beträgt 312 Schläge/min (Ut 25 °C). Der tiefste Durchschnittswert (422 Schläge/min) liegt bei 30 °C und 35 °C. Er übertrifft damit den Erwartungswert (401 Schläge/min) um nur 5 %. Sinkt die Umgebungstemperatur auf 2 °C ab, so steigt die Herzfrequenz auf 636 Schläge/min oder das 1,5fache des Minimalwertes an. Die Steigerung der Herzfrequenz ist zwischen 25–10 °C am größten.

Der O_2-Puls beträgt während der minimalen Herzfrequenz (30 °C), 2,19 µl O_2/Herzschlag; er steigt unterhalb der unteren kritischen Temperatur an und erreicht bei 2 °C 3,38 µl O_2/Herzschlag, das 1,54fache des Minimalwertes (Ut 30 °C). Die Herzfrequenz beteiligt sich am erhöhten O_2-Transport bei 2 °C Umgebungstemperatur mit 50 %; die anderen 50 % gehen zu Lasten einer Steigerung des O_2-Pulses. Oberhalb der oberen kritischen Temperatur steigt der O_2-Puls stetig an. Die Herzfrequenz sinkt dagegen bei 35 °C nochmals ab; der Durchschnittswert liegt hier sogar unter dem Minimalwert (30 °C).

Sorex araneus: Im Gegensatz zu den vorausgehenden Arten zeigt *Sorex araneus* in allen Temperaturbereichen extrem hohe Herzfrequenzen (Abb. 13). Der niedrigste Wert beträgt noch 470 Schläge/min. Der niedrigste Durchschnittswert liegt bei 25 °C (außerhalb der Thermischen Neutralzone). Er beträgt 594 Schläge/min und übertrifft damit den Erwartungswert um 25 %. Die durchschnittliche Herzfrequenz steigt zwischen 10–30 °C nur sehr wenig. Erst unterhalb 10 °C Umgebungstemperatur beginnt ein abrupter Anstieg bis auf durchschnittlich 916 Schläge/min oder auf das 1,5fache des Minimalwertes.

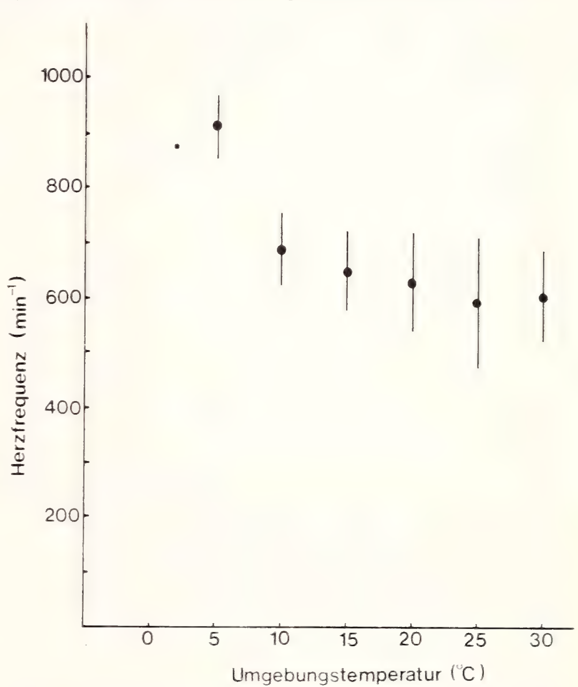


Abb. 13. Mittelwerte und Standardabweichungen der Herzfrequenz von *Sorex araneus* bei Umgebungstemperaturen von 5–30 °C nach jeweils 1–4 h Exposition

Der errechnete O_2-Puls ist bei 20 °C am niedrigsten (1,42 µl O_2/Herzschlag). Bei tieferen Umgebungstemperaturen steigt er an und erreicht bei 10 °C das Maximum (2,57 µl O_2/Herzschlag). Bei Umgebungstemperaturen bis einschließlich 10 °C ist der Beitrag der Herzfrequenz am erhöhten O_2-Transport nur gering (5–10 %). Der O_2-Transport wird hier ausschließlich über den O_2-Puls geregelt. Nachdem bei 5 °C keine weitere Steigerung des O_2-Pulses erfolgt (der O_2-Puls erreicht bei 10 °C offenbar einen Maximalwert), erhöht sich der Beitrag der Herzfrequenz sprunghaft auf 52 % (gegenüber dem Wert in der Thermischen Neutralzone). Bei Umgebungstemperaturen oberhalb der oberen kritischen Temperatur steigt der O_2-Puls an; er sinkt bei 30 °C wiederum ab. Auch hier muß man annehmen, daß der Blutkreislauf in erhöhtem Maße dem Wärmetransport an die Oberfläche dient.

Diskussion

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß Crocidurinae nicht nur eine im Durchschnitt niedrigere Körpertemperatur, sondern auch eine größere Schwankungsbreite der Körpertemperatur besitzen als die Soricinae. Die hier ermittelten Daten von *Neomys fodiens* (37,3 °C) und *Sorex araneus* (38,3 °C) decken sich mit den Werten von Gebczynski (1977). Für die nordamerikanische Art *Blarina brevicauda* wurden Körpertemperaturen von

38,5 °C (Doremus 1965) und 37,2 °C (Platt 1974) und für *Sorex cinereus* 38,8 °C (Morrison et al. 1959) ermittelt. Eine Ausnahme bildet *Cryptotis parva* mit nur 35 °C (Layne und Redmond 1959). Für die hier untersuchten Crocidurinae liegt die mittlere Körpertemperatur im normothermen Zustand bei 34,5 °C; sie variiert von 32–37 °C. Die durchschnittlichen Körpertemperaturen von *Crocidura leucodon* (34,2 °C) und *Crocidura suaveolens* (34,8 °C) (Nagel 1980) unterscheiden sich nur unwesentlich. Zu ähnlichen Werten gelangten Frey (1979) an *Crocidura russula* (36,0 °C), *Suncus murinus* (35,3 °C), *Suncus etruscus* (34,7 °C) und Balakrishnan und Nair (1974) an *Suncus murinus* (34,1–35,8 °C). Eine Ausnahme bildet die von Hasler und Nalbandov (1974) an *Suncus murinus* gemessene sehr hohe Körpertemperatur (38,1–39,8 °C). Die Spitzmäuse sind je nach Höhe der durchschnittlichen Körpertemperatur unterschiedlich empfindlich gegen hohe Umgebungstemperaturen. Erreichen die Waldspitzmäuse bereits bei einer Umgebungstemperatur von 30 °C Körpertemperaturen von knapp 40 °C, so steigt die Körpertemperatur der Hausspitzmaus erst bei Umgebungstemperaturen von 38 °C so hoch.

Es besteht kein Zweifel: Die Weißzahnspitzmäuse besitzen eine flexiblere Temperaturregulation als die Rotzahnspitzmäuse. Dies zeigt sich besonders in ihrer Fähigkeit zur Lethargie, die bei *Crocidura leucodon* bereits von Wahlström (1929) beschrieben, aber nur als Erkrankung bezeichnet wurde. Lethargie beobachteten Kusnetzov (1972) bei *Crocidura suaveolens* (Kt bis 17 °C) und bei *Diplomesodon pulchellum* (Kt bis 15 °C) und Vogel (1974) und Frey (1979) bei der kleinsten Spitzmaus *Suncus etruscus* (Kt bis 12 °C). In der vorliegenden Untersuchung konnte Lethargie bei *Crocidura russula* erneut nachgewiesen werden. Alle typischen Merkmale der Lethargie traten dabei auf: Die Körpertemperatur sank bei Umgebungstemperaturen von 10–25 °C in einen Bereich von 18–30 °C; die tiefste Körpertemperatur betrug bei *Corcidura russula* 17,9 °C. Die tiefste Körpertemperatur von *Crocidura leucodon* betrug 18,6 °C (Nagel 1976 unveröffentlicht) und von *Crocidura suaveolens* 21,6 °C (Nagel 1980). Im Gegensatz zu *Suncus etruscus* (Frey 1979) zeigte die Körpertemperatur keine unmittelbare Beziehung zur Umgebungstemperatur. Die Unterschreitung der minimalen Körpertemperatur führte bei den wenigen beobachteten Fällen zum Kältetod. Das Wiedererwachen aus der Lethargie erfolgte spontan oder nach einem Weckreiz, wobei die Körpertemperatur rasch anstieg (0,5–0,9 °C/min). Lethargie trat im allgemeinen nach längerem Nahrungsentzug auf. Im Gegensatz zu *Suncus etruscus* (Frey 1979) wurde spontaner Torpor nicht beobachtet.

Die beiden Soricinae *Neomys fodiens* und *Sorex araneus* übertreffen mit ihrem Basalstoffwechsel alle anderen Arten (Tab. 1). Er liegt um 70 % bzw. 230 % über dem massespezifischen Erwartungswert (Kleiber 1967). Der intensive Stoffwechsel der Soricinae wurde bereits in früheren Untersuchungen festgestellt (Morrison und Pearson 1946; Pearson 1947; Morrison 1948; Pearson 1948; Morrison et al. 1952, 1953, 1959; Hawkins et al. 1960; Pfeiffer und Gass 1962; Buckner 1964; Gebczynski 1965; Gebczynska und Gebczynski 1965; Doremus 1965; Martinsen 1969; Gebczynski 1971a, b; Neal und Lustick 1974; Platt 1974; Vogel 1976; Lindstedt 1980a).

Der Basalstoffwechsel der Crocidurinae liegt dagegen nur zwischen 10 und 19 % über dem massespezifischen Erwartungswert. Bei *Suncus murinus* wurde eine Erhöhung um 11 % (Dryden 1974), bei *Crocidura occidentalis* 31 % (Hildwein 1972) ermittelt. Vogel (1976) beschreibt für die Weißzahnspitzmäuse ein allgemein niedrigeres Stoffwechselniveau. Der unmittelbare Vergleich dieser Angaben wird durch unterschiedliche Meßmethoden und Temperaturbereiche sehr erschwert. Trotzdem sind die Unterschiede zwischen den beiden Unterfamilien deutlich. Sie zeigen sich auch im Bereich der Thermischen Neutralzone: Bei allen 3 Arten der Gattung *Crocidura* wurde der Basalstoffwechsel bei 30 °C Umgebungstemperatur gemessen; bei *Suncus etruscus* stellte sich der Minimalwert sogar erst bei 35 °C ein. Dem steht der niedrige Wert von *Sorex araneus* (20 °C) und die sehr breite Neutralzone von *Neomys fodiens* (20–35 °C) gegenüber. Eine Erniedrigung der Umgebungstemperatur auf 5 °C führt bei Crocidurinae zu einer etwa 4- bis 5fachen

Tabelle 1

Vergleich von Körpermasse, Basalstoffwechsel, massespezifischem Erwartungswert nach Kleiber (1967), Thermischer Neutralzone von normothermen Spitzmäusen und Stoffwechselsteigerung bei 5 °C Umgebungstemperatur gegenüber dem Basalstoffwechsel

Anzahl der Versuchstiere in Klammern

	Körpermasse (g)	Basalstoffwechsel ($ml\ O_2 \times g^{-1} \times h^{-1}$)	Erwartungswert des Basalstoffwechsels ($ml\ O_2 \times g^{-1} \times h^{-1}$)	Abweichung des Basalstoffwechsels vom Erwartungswert in % des Erwartungswertes	Thermische Neutralzone (°C)	Steigerung des O_2-Verbrauchs von der TNZ bis 5 °C
Crocidura russula	9,6 (7)	2,45	2,22	+ 10	30	× 4,3
*Crocidura leucodon**	11,7 (2)	2,55	2,15	+ 19	30	× 4,0
*Crocidura suaveolens**	7,5 (4)	2,81	2,35	+ 20	30	× 4,2
*Suncus etruscus***	2,5 (2)	3,6	3,2	+ 12	35	× 4,7
Neomys fodiens	17,1 (8)	3,22	1,9	+ 69	20–35	× 2,2
Sorex araneus	8,7 (9)	7,43	2,26	+228	20	× 1,5

* NAGEL (1980); ** NAGEL (1976) unveröffentlicht.

Stoffwechselsteigerung, bei *Sorex araneus* und *Neomys fodiens* dagegen nur zu einer Erhöhung auf das 1,5- bzw. 2,2fache des Minimalwertes.

Welche Ursachen kommen für die Unterschiede zwischen Rotzahnspitzmäusen und Weißzahnspitzmäusen in Frage? Hierbei hilft ein genauer Vergleich der etwa gleichgroßen Haus- und Waldspitzmäuse (Abb. 14). Unterhalb der Thermischen Neutralzonen läßt sich der Unterschied im Stoffwechsel alleine auf unterschiedlich eingeregelte Körpertempera-

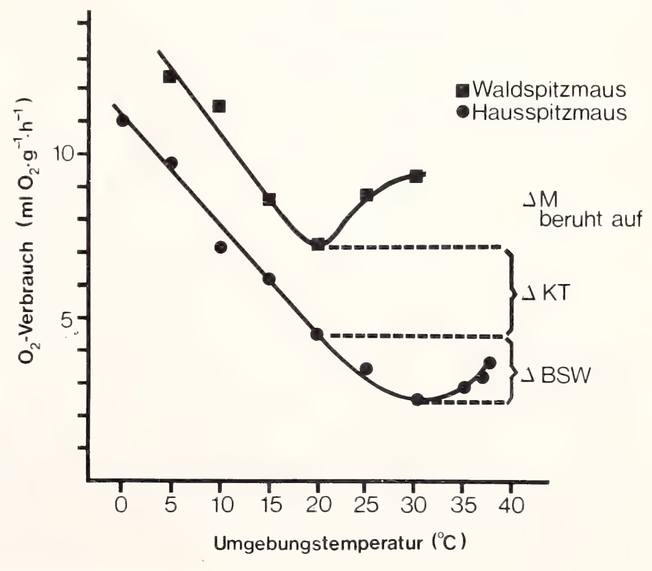


Abb. 14. Mittelwerte des Stoffwechsels von *Crocidura russula* und *Sorex araneus* bei Umgebungstemperaturen von 2–38 °C. Beide Arten sind gleich groß. Der Unterschied im Stoffwechsel, der auf einer unterschiedlichen Körpertemperatur beruht, ist mit △ Kt bezeichnet. Der Unterschied im Basalstoffwechsel, der sich in einer Verschiebung der Thermischen Neutralzone ausdrückt, ist mit △ BSW gekennzeichnet

turen zurückführen; denn trägt man in Abb. 6 den durchschnittlichen Stoffwechsel für Waldspitzmäuse (8,8 ml O_2/gh) bei einer durchschnittlichen Körpertemperatur von 38 °C ein, so kommt dieser Punkt genau auf der Regressionsgeraden zu liegen, die aus den Einzelwerten der Hausspitzmäuse berechnet wurde. Eine weitere Ursache ist der tatsächlich unterschiedliche Basalstoffwechsel, der sich in einer Verschiebung der Thermischen Neutralzone ausdrückt. Der Effekt der Stoffwechselerhöhung durch Erhöhung der Körpertemperatur von 4 °C ist wesentlich größer als die Basalstoffwechselerhöhung, die eine Verschiebung der Thermischen Neutralzone von 30 °C auf 20 °C zur Folge hat.

Lethargie tritt bei Rotzahnspitzmäusen selbst nach Futterentzug nicht auf (Gebczynski 1971a; Martinsen 1969). Nur Lindstedt (1980b) berichtet von flacher Hypothermie bei der Wüstenspitzmaus *Notiosorex crawfordi.*

Daß Spitzmäuse einen sehr hohen Stoffwechsel haben, ist seit Pearson (1948) bekannt. Auch die Crocidurinae besitzen dieses höhere Stoffwechselniveau; der niederen Körpertemperatur entsprechend ist der Basalstoffwechsel gegenüber dem massespezifischen Erwartungswert nur wenig erhöht. Über die Ursachen dieses hohen Stoffwechselniveaus gibt es bis jetzt keine gesicherte Erklärung.

Der Vorteil der Ableitung des EKG über Tritt-Elektroden zeigte sich bei der Messung der Ruheherzfrequenz deutlich; denn nur an Spitzmäusen, die in keiner Weise erregt sind, stellt sich auch die tatsächliche Ruheherzfrequenz ein. Da die meisten bisher bekannten Messungen unter Narkose an erregten Tieren erfolgten, ist ein Vergleich nur mit Vorbehalt möglich. Bei *Suncus murinus* beträgt die Herzfrequenz 563–604/min (Dryden et al. 1971) bzw. durchschnittlich 550/min (Balakrishnan und Nair 1974). Bei der nordamerikanischen Art *Blarina brevicauda* liegt sie bei 750/min (Doremus 1965) und bei *Sorex cinereus* zwischen 500 und 1320/min (Morrison et al. 1959). Nach Weibel et al. (1971) und Bartels et al. (1979) erreicht die Herzfrequenz bei *Suncus etruscus* 1300/min bzw. variiert zwischen 700 und 1400/min. In Tabelle 2 sind die hier ermittelten Ruheherzfrequenzen sowie der errechnete O_2-Puls dargestellt. Der Unterschied zwischen den beiden Unterfamilien ist deutlich: Während bei *Sorex araneus* und *Neomys fodiens* die Herzfrequenz um

Tabelle 2

Vergleich von Körpermasse, basaler Herzfrequenz, massespezifischem Erwartungswert nach Wang und Hudson (1971), Steigerung der Herzfrequenz bei 5 °C Umgebungstemperatur gegenüber der basalen Herzfrequenz und Steigerung des O_2-Pulses bei 5 °C Umgebungstemperatur gegenüber den Werten in der Thermischen Neutralzone

Anzahl der Versuchstiere in Klammern

	Körpermasse (g)	Basale Herzfrequenz (min^{-1})	Erwartungswert der basalen Herzfrequenz (min^{-1})	Basale Herzfrequenz in % des Erwartungswertes	Steigerung der Herzfrequenz von der TNZ bis 5 °C	Steigerung des O_2-Pulses von der TNZ bis 5 °C
Crocidura russula	9,6 (7)	443	465	95	× 1,9	× 2,5
*Crocidura leucodon**	11,7 (2)	302	452	67	–	–
*Crocidura suaveolens**	7,5 (4)	371	493	75	× 2,1	× 2,4
Neomys fodiens	17,1 (8)	422	401	105	× 1,5	× 1,5
Sorex araneus	8,7 (6)	627	475	125	× 1,5	× 1,5

* Nagel (1980).

25 bzw. 5 % über dem Erwartungswert liegt, erreicht keine der Weißzahnspitzmäuse diesen Wert. *Cocidura russula* kommt mit −5 % noch am nächsten, *Crocidura leucodon* und *Crocidura suaveolens* (Nagel 1980) liegen dagegen um −33 bzw. −25 % niedriger. Dies gilt nur für die normothermen Tiere und ist um so überraschender, als alle untersuchten Arten einen gegenüber dem Erwartungswert erhöhten Stoffwechsel aufweisen. Eine mögliche Erklärung bietet die Beziehung der Herzgröße zur Körpergröße (Tab. 3). Bei allen untersuchten Arten übertrifft die Herzmasse den massespezifischen Erwartungswert um 70 bis 87 %. Bei *Suncus etruscus* fanden Bartels et al. (1979) sogar ein um 100 % größeres Herz. Die Folge ist ein erheblich vergrößertes Schlagvolumen, das den gleichen O_2-Transport bei verminderter Schlagfrequenz ermöglicht.

Tabelle 3

Vergleich von Körpermasse, Herzmasse und massespezifischem Erwartungswert der Herzmasse nach Stahl (1965)

Anzahl der Versuchstiere in Klammern

	Körpermasse (g)	Herzmasse (mg)	Erwartungswert der Herzmasse (mg)	Herzmasse in % des Erwartungswertes
Crocidura russula	7,8 (6)	93,3 (6)	50	187
*Crocidura leucodon**	12,0 (1)	130,0 (1)	76	171
*Crocidura suaveolens**	5,7 (3)	77,6 (3)	37	210
Neomys fodiens	14,5 (5)	146,4 (5)	92	160
Sorex araneus	7,4 (5)	80,0 (5)	47	170

* Nagel (1980).

Bei allen Crocidurinae sinkt die Herzfrequenz während der Lethargie stark ab. *Crocidura leucodon* erreicht dabei einen Minimalwert von nur 60 Schlägen/min. Umgebungstemperaturen unter 30 °C lösen bei normothermen Spitzmäusen eine Erhöhung der Herzfrequenz aus. Bei den Crocidurinae beträgt diese Steigerung bei 5 °C bereits das 1,9–2,1fache, bei Soricinae nur das 1,5fache des Minimalwertes. Im gleichen Temperaturbereich steigert sich der O_2-Puls bei den Crocidurinae auf das 2,4–2,5fache und bei den Soricinae auf das 1,5fache. Dies bedeutet, daß bei den Crocidurinae der erhöhte O_2-Transportbedarf hauptsächlich durch eine starke Erhöhung des O_2-Pulses erreicht wird. Bei den Soricinae steigen Herzfrequenz und O_2-Puls in gleicher Weise an.

Vergleicht man die Verbreitungsgebiete der beiden Unterfamilien, dann übertreffen die Soricinae in ihrer nördlichen Ausbreitung die Crocidurinae bei weitem. Sie besiedeln sogar subarktische und arktische Gebiete. Die Crocidurinae meiden dagegen die kühlen Zonen. Ihr Schwerpunkt liegt in den Tropen. Ihre im Vergleich zu den Soricinae niedrige Ruhetemperatur spricht für eine tropische Herkunft. Sie zeigen nicht nur eine erstaunliche Hitzetoleranz, ihre Thermische Neutralzone liegt bei 30 °C und ihr Basalstoffwechsel ist wesentlich niedriger als der der Soricinae. Die stabileren Klimabedingungen der warmen Gebiete – ganz besonders der Tropen – begünstigen diesen sparsamen Energiehaushalt. Eine Reihe kleiner bis mittelgroßer tropischer-subtropischer Säugetiere zeigt ähnliche thermoregulatorische Merkmale (Hildwein 1972; Müller 1975, 1979; Müller und Kulzer 1977). Auch ihre Fähigkeiten zur Wärmebildung bei geringem Kältestress gleichen

sich. Die Crocidurinae steigern ihren Stoffwechsel bei 5 °C Umgebungstemperatur auf etwa das 4fache des Minimalwertes. Eine andere Strategie verfolgen die Spitzmäuse, wenn sie in Lethargie verfallen; ihre Körpertemperatur sinkt dabei bis 18 °C ab. Auch hier ist das Ziel die Einsparung von Energie, besonders bei Nahrungsknappheit. Lethargie ist jedoch nur im Bereich von 10–25 °C Umgebungstemperatur – also im gemäßigten Temperaturbereich – möglich und keinesfalls dem Winterschlaf gleichzusetzen. Die nördliche Verbreitungsgrenze der Crocidurinae zeigt, daß sie trotz der Fähigkeit zur Lethargie mit ihren thermoregulatorischen Möglichkeiten den Kältebedingungen der subarktischen und arktischen Gebiete nicht gewachsen sind.

Die Untersuchungen haben gezeigt, daß zwei Arten der europäischen Soricinae sehr hohe, stabile Körpertemperaturen besitzen, daß ihre Thermische Neutralzone sich in den niedrigen Temperaturbereich ausdehnt (bis 20 °C) und daß beide einen sehr hohen Basalstoffwechsel unterhalten (bis 228 % über dem Erwartungswert). Mit dieser thermoregulatorischen Strategie können sie offenbar auch sehr tiefe Temperaturbedingungen überleben. Sie stehen aber unter großer klimatischer Belastung, vergleichbar der von Lemmingen (Hart 1955), Schneemäusen (Bienkowski und Marszalek 1974) oder Wieseln (Iversen 1972; Casey und Casey 1979).

Danksagung

Herrn Prof. Dr. E. Kulzer danke ich für die Überlassung des Themas, für seine Anregungen und die Möglichkeit, Geräte der Deutschen Forschungsgemeinschaft zu benützen, sowie für die kritische Durchsicht des Manuskripts. Herrn Dr. E. Müller danke ich für rege Diskussion.

Zusammenfassung

Crocidura russula zeigt im normothermen Bereich eine große Variationsbreite der Körpertemperatur. Diese beträgt durchschnittlich 34,5 °C. Zwischen 10 und 25 °C Umgebungstemperatur tritt bei Nahrungsmangel Lethargie auf; dabei sinken die Körpertemperaturen bis auf 17,9 °C ab. Die Körpertemperatur der untersuchten Soricinae ist weniger variabel; sie beträgt durchschnittlich 37,3 °C (*Neomys fodiens*) und 38,3 °C (*Sorex araneus*).

Die Thermische Neutralzone von *Crocidura russula* liegt bei 30 °C. Der Minimalstoffwechsel beträgt 2,45 ml O_2/gh. Der Wert liegt 10 % über dem massespezifischen Erwartungswert. In der Lethargie ist der Stoffwechsel um 70–80 % reduziert. Die Thermische Neutralzone von *Sorex araneus* liegt bei 20 °C. *Neomys fodiens* besitzt eine breite Thermische Neutralzone (35–20 °C). Der Minimalstoffwechsel liegt um 228 % (7,43 ml O_2/gh) bzw. um 69 % (3,22 ml O_2/gh) über dem massespezifischen Erwartungswert.

Die durchschnittliche minimale Herzfrequenz für *Crocidura russula* beträgt 443/min. Dieser Wert liegt um 5 % unter dem massespezifischen Erwartungswert. In der Lethargie sinkt die Herzfrequenz bei *Crocidura russula* auf durchschnittlich 147/min ab. *Neomys fodiens* übertrifft den Erwartungswert mit 442/min um 5 % und *Sorex araneus* mit 627/min um 25 %.

Das tiefe Niveau der Körpertemperatur und des Stoffwechsels sowie die niedrige Herzfrequenz und die Fähigkeit zur Lethargie werden bei den Crocidurinae als Anpassung an relativ warme Habitate interpretiert. Die hohe Körpertemperatur, der intensive Stoffwechsel und die hohe Herzfrequenz der Soricinae werden dagegen als Anpassungen an relativ kalte Lebensräume gedeutet.

Literatur

Aschoff, J.; Günter, B.; Kramer, K. (1975): Energiehaushalt und Temperaturregulation. München, Berlin, Wien: Urban und Schwarzenberg.

Balakrishnan, M.; Ambikatmajan Nair, G. N.; Alexander, K. M. (1974): A study of some aspects of the physiology of the Indian musk shrew *Suncus murinus viridescens*. J. Anim. Morphol. Physiol **21**, 98–106.

Bartels, H.; Bartels, R.; Baumann, R.; Fons, R.; Jürgens, K. D.; Wright, P. (1979): Blood oxygen transport and organ weights of two shrew species. Amer. J. Physiol. **236**, 221–224.

Bartholomew, G. A.; Tucker, V. A. (1963): Control of changes in body temperature, metabolism, and circulation by the agonid lizard, *Amphibolurus barbatus*. Physiol. Zool. **36**, 199–218.

Bienkowski, P.; Marszalek, U. (1974): Metabolism and energy budget in the snow vole *Microtus nivalis*. Acta Theriol. **19**, 55–67.

BUCKNER, C. H. (1964): Metabolism, food capacity and feeding behaviour in four species of shrews. Canad. J. Zool. **42**, 259–279.
CASEY, T. M.; CASEY, K. K. (1979): Thermoregulation of arctic weasels. Physiol. Zool. **52**, 153–164.
DEPOCAS, F.; HART, J. S.; HEROUX, O. (1957): Use of the Pauling oxygen analyzer for measurement of oxygen consumption in open circuit systems and in a short – lag, closed – circuit apparatus. J. Appl. Physiol. **10**, 388–392.
DOREMUS, H. (1965): Heart rate, temperature and respiration rate of the short-tailed shrew in captivity. J. Mamalogy **46**, 424–425.
DRYDEN, G. L.; GOSSRAU, R.; DALE, H. E. (1971): The electrocardiogram and impulse conduction system of the Asian musk shrew. Pflügers Archiv **323**, 173–181.
DRYDEN, G. L.; GEBCZYNSKI, M.; DOUGLAS, E. L. (1974): Oxygen consumption by nursling and adult musk shrews. Acta Theriol. **19**, 453–461.
FONS, R.; SICART, R. (1976): Contribution à la conaissance du métabolisme énergetique chez deux Crocidurinae. Mammalia **40**, 299–311.
FREY, H. (1979): La temperature corporelle de *Suncus etruscus* au cours de l'activité, du repos normothermique et de la torpeur. Revue Suisse Zool. **86**, 23–36.
FREY, H.; VOGEL, P. (1979): Etude de la torpeur chez *Suncus etruscus* en captivité. Revue Suisse Zool. **86**, 23–36.
GEBCZYNSKI, M. (1965): Seasonal and age changes in the metabolism and activity of *Sorex araneus.* Acta Theriol. **10**, 303–331.
— (1971a): Oxygen consumption in starving shrews. Acta Theriol. **16**, 288–292.
— (1971b): The rate of metabolism of the lesser shrew. Acta Theriol. **16**, 329–339.
— 1977): Body temperature in five species of shrews. Acta Theriol. **22**, 521–530.
GEBCZYNSKA, Z.; GEBCZYNSKI, M. (1965): Oxygen consumption in two species of water shrews. Acta Theriol. **10**, 203–214.
HART, J. S.; Heroux, O. (1955): Exercise and temperature regulation in lemmings and rabbits. Can. J. Biochem. Physiol. **33**, 428–435.
HASLER, M. J.; NALBANDOV, A. (1974): Body and peritesticular temperatures of the musk shrew. J. Reprod. Fertility **36**, 397–399.
HAWKINS, A. E.; JEWELL, P. A.; TOMLISON, G. (1960): The metabolism of some British shrews. Proceed. Zool. Soc. London **135**, 99–103.
HERREID, C. F.; KESSEL, B. (1967): The thermal conductance in birds and mammals. Comp. Biochem. Physiol. **21**, 405–414.
HILDWEIN, G. (1972): Métabolisme énergetique de quelques mammifères et oiseaux de la forêt équatoriale. Arch. Scie. physiol. **26**, 397–400.
IVERSON, G. (1972): Basal energy metabolism of mustelids. J. Comp. Physiol. **81**, 341–344.
KLEIBER, M. (1967): Der Energiehaushalt von Mensch und Haustier. Hamburg, Berlin: Paul Parey.
KUSNETZOV, V. J. (1972): On ecology of *Crocidura suaveolens* Pallas and *Diplomesodon pulchellum* in the Karakum desert. Theriology **1**, 266–276.
LAYNE, J. N.; REMOND, J. R. (1959): Body temperature of the least shrew. Säugetierkundl. Mitt. **7**, 169–172.
LINDSTEDT, S. L. (1980a): Regulated hypothermia in the desert shrew. J. Comp. Physiol. **137**, 173–176.
— (1980b): Energetics and water economy of the smallest desert mammal. Physiol. Zool. **53**, 82–97.
MARTINSEN, D. L. (1969): Energetics and activity patterns of short tailed shrews. *(Blarina)* on restricted diets. Ecology **50**, 505–510.
MORRISON, P. R. (1948): Oxygen consumption in several small wild mammals. J. Cell. Physiol. **31**, 69–96.
MORRISON, P. R.; PEARSON, O. P. (1946): The metabolism of a very small mammal. Science **104**, 287.
MORRISON, P. R.; RYSER, F. A. (1952): Weight and body temperature in mammals. Science **116**, 231–232.
MORRISON, P. R.; RYSER, F. A.; DAWE, A. R. (1953): Physiological observations on a small shrew. Federations Proceedings **12**, 100–101.
— — — (1959): Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus.* Physiol. Zool. **32**, 256–271.
MÜLLER, E. (1975): Temperature regulation in the slow loris *(Nycticebus coucang).* Naturwissenschaften **62**, 140–141.
— (1979): Energy metabolism, thermoregulation and water budget in the slow loris *(Nycticebus coucang).* Comp. Biochem. Physiol. **64** A, 109–119.
MÜLLER, E.; KULZER, E. (1977): Body temperature and oxygen uptake in the Kinkajou (*Potos flavus,* Schreber), a nocturnal tropical carnivore. Arch. Int. Physiol. Biochem. **86**, 153–163.
NAGEL, A. (1977): Torpor in the European white-toothed shrews. Experientia **33**, 1455–1456.
— (1980): Sauerstoffverbrauch, Temperaturregulation und Herzfrequenz der europäischen Spitzmäuse (Soricidae, Mammalia). Dissertation, Tübingen 1980.
— (1985): The electrocardiogram of European shrews. (In Vorbereitung.)

Neal, C. M.; Lustick, S. J. (1974): Energetics and evaporative water loss in the short-tailed shrew. Physiol. Zool. **47**, 180–185.
Pearson, O. P. (1947): The rate of metabolism of some small mammals. Ecology **28**, 127–145.
— (1948): Metabolism of small mammals. Science **108**, 44.
Pfeiffer, C. J.; Gass, G. H. (1962): Oxygen consumption in the small short-tailed shrew *Cryptotis parva.* Trans. Illiois Acad. Scie. **55**, 130–132.
Platt, W. J. (1974): Metabolic rates of short-tailed shrews. Physiol. Zool. **47**, 75–90.
Pucek, Z. (1970): Seasonal and age changes in shrews as an adaptive process. Symp. Zool. Soc. London **26**, 189–207.
Stahl, W. R. (1965): Organ weights in Primates and other mammals. Science **150**, 1039–1042.
Vogel, P. (1974): Kälteresistenz und reversible Hypothermie der Etruskerspitzmaus *Suncus etruscus.* Z. Säugetierkunde **39**, 78.
— (1976): Energy Consumption of European and African shrews. Acta Theriol. **21**, 195–206.
Wahlström, A. (1929): Beiträge zur Biologie von *Crocidura leucodon.* Z. Säugetierkunde **4**, 157–185.
Wang, L. C.; Hudson, J. W. (1971): Temperature regulation in normothermic and hibernating eastern chipmunk *Tamia striatus.* Comp. Biochem. Physiol. **38** A, 59–90.
Weibel, E. R.; Buri, P. H.; Claasen, H. (1971): The gas exchange apparatus of the smallest mammal *Suncus etruscus.* Experientia **27**, 724.

Anschrift des Verfassers: Dr. Alfred Nagel, AG Stoffwechselphysiologie, Zoologisches Institut, Universität Frankfurt, Siesmayerstr. 70, D-6000 Frankfurt/Main 11

A new species of shrew, genus *Sylvisorex,* from Rwanda and Zaire (Insectivora: Soricidae)

By R. Hutterer and W. Verheyen

Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, and Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Rijksuniversitair Centrum, Antwerpen

Receipt of Ms. 30. 5. 1985

Abstract

Sylvisorex vulcanorum n. sp. is described from specimens collected recently by members of the University of Antwerpen in the Virunga Mountains National Park and the Nyungwe Forest, Rwanda. A museum record from the Zairese part oft the Virunga Mountains is also included. In external appearance, *Sylvisorex vulcanorum* is a smaller version of *Sylvisorex granti,* whereas in cranial characters it resembles the smallest species in the genus, *Sylvisorex johnstoni.* The new species was only found in natural montane environments between 1900 and 3100 m above sea level.

Introduction

The mountains along the central African rift valley from Lake Albert in the north to Lake Tanganyika in the south house a rich vertebrate fauna that includes many endemic species of small mammals. Among the shrews there are about eleven species endemic to this region: *Myosorex blarina* Thomas, 1906, *Myosorex babaulti* Heim de Balsac and Lamotte, 1956, *Myosorex schalleri* Heim de Balsac, 1966, *Sylvisorex granti* Thomas, 1907, *Sylvisorex lunaris* Thomas, 1906, *Sylvisorex suncoides* Osgood, 1936, *Paracrocidura maxima* Heim de Balsac, 1959, *Crocidura niobe* Thomas, 1906, *Crocidura kivuana* Heim de Balsac, 1968, *Crocidura lanosa* Heim de Balsac, 1968 and *Crocidura stenocephala* Heim de Balsac, 1979. To this list we add a new species of *Sylvisorex.* Its description is mainly based on a series of

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5005-0266 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 266–271

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

specimens collected by members of the University of Antwerpen during two expeditions in 1981 and 1982 to Rwanda (See VAN DER STRAETEN and VERHEYEN 1983; BAETEN et al. 1984).

Besides other localities, small mammals were collected in the Virunga Mountains and in the Nyungwe Forest where natural montane environments still exist. Seven tiny black shrews were obtained which could not be identified with one of the known species. A subsequent examination of the collections in the museums of Brussels and Tervuren yielded a further specimen from the Zairese part of the Virunga Mountains.

By describing a new species of shrew we point out that the mammal fauna of the African mountain forests is still unsufficiently known, although much of these forests has been cut down and is constantly converted into farmland. Most of the endemic insectivores of these mountains were discovered only within the past thirty years. It is questionable whether the whole diversity of mammals will be known to science before the forests have disappeared.

Material and methods

Specimens cited and illustrated are in the collections of the Koninklijk Museum voor Midden-Africa, Tervuren (KMMAT), the Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles (IRSNB), Zoologisches Museum der Humboldt-Universität Berlin (ZMB) and Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn (ZFMK). Material from other collections has been also examined and used for comparison. Measurements were taken with a dial caliper graduated to tenths of millimeters. Some of the values for head and body length, tail length, hindfoot length (excluding nails) and ear length are those taken by the collectors but most values were taken from alcohol specimens and dry skins. All measurements are in millimeters, weight in grams.

Results and discussion

Description of *Sylvisorex vulcanorum* n. sp.

Holotype: Adult female preserved in alcohol, skull extracted, both in good condition; collected on 27 July 1982 at Karisoke (0° 28′ S, 29° 29′ E, 3100 m), Parc National des Volcans, Rwanda, by W. VERHEYEN; original field number 3726; deposited in the Koninklijk Museum voor Midden-Africa, Tervuren.

Paratypes: Six further specimens (five alcohol, one skin, all with skulls) from Rwanda; No. 3703, 3738 from Karisoke (coll. W. VERHEYEN 1982); No. 2335 from Kinigi (01° 27′ S, 29° 35′ E, 2100 m, coll. W. VERHEYEN 1982); No. 3006 from Visoke (01° 27′ S, 29° 30′ E, 2700 m, coll. A. WILSON 1982); No. 2063 from Uwinka, Nyungwe Forest (02° 29′ S, 29° 12′ E, 2450 m, coll. J. HULSELMANS). Specimens are deposited in the Koninklijk Museum voor Midden-Africa, Tervuren, except for No. 3738 which will be deposited in the Museum Alexander Koenig, Bonn. One skin with skull from Zaire, No. IRSNB 4841 from Kibati, Virunga Mountains (01° 37′ S, 29° 15′ E, 1900 m, coll. G. F. DE WITTE, 15. 1. 1934).

Diagnosis and description: A small, dark-coloured and long-tailed species of *Sylvisorex* (in the sense of THOMAS 1904 and HEIM DE BALSAC and LAMOTTE 1957). Externally similar to *S. granti* but considerably smaller (Fig. 1). Colour of dorsal and ventral pelage blackish-brown, snout, ears, limbs and tail also brown but less dark. Fur dense and soft, individual hairs about 4.5 mm long. Ears well visible from the outside, covered only with very short dark hairs. Muzzle with numerous vibrissae, the longest of which measure 13 mm. Hindfoot 21.2 %, tail 99.7 % of head and body length. Tail without long bristles over its entire length.

Skull short with a round braincase. Dorsal profile of skull slightly domed (Fig. 2). Interorbital constriction relatively broad (24.8 % of condylo-incisive length). Rostrum

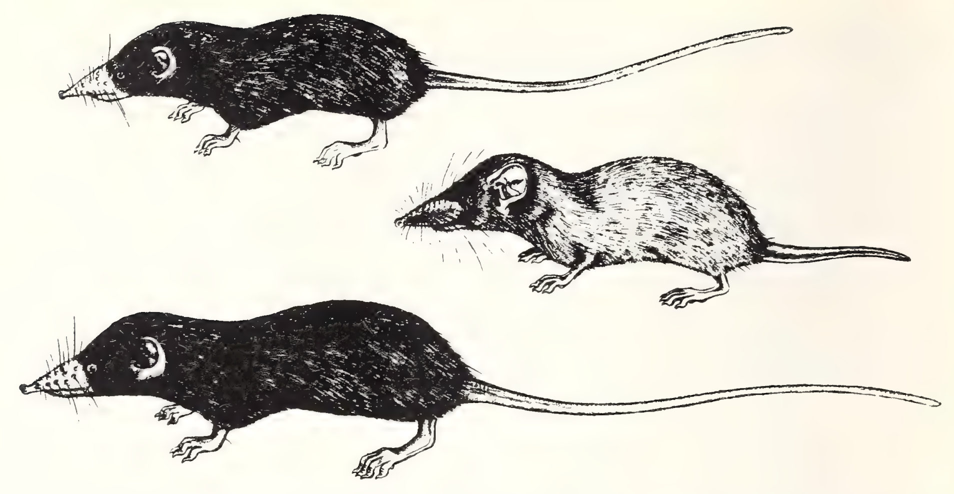


Fig. 1. Sylvisorex vulcanorum n. sp. (top) compared to *S. johnstoni* (center) and *S. granti* (bottom). All to same scale. Drawn by Katrin Eckart and Henry W. Norman (center)

very short, particularly the dentary from I^1 to U^4. First upper incisor very small, even smaller than in most specimens of *S. johnstoni.* Upper unicuspid teeth also very small and narrow. Parastyle of P^4 small, not large and projecting forward as in *S. granti* (Fig. 2). Third upper molar small (0.60 × 1.08 mm in the holotype) compared to that of *S. granti* (0.64 × 1.24 mm in ZFMK 68.541), about intermediate in size between *S. granti* and *S. johnstoni.* Mandible and mandibular teeth similar to *S. granti* but smaller, crowns of lower molars more close together, and talonid of third lower molar more reduced. Measurements: Tables 1 and 2.

Distribution: At present the species is only known from forest regions between 1900 and 3100 m in the Virunga Mountains National Park of Rwanda and Zaire, and from the Nyungwe Forest, southern Rwanda. The single specimen (IRSNB 4841) from Zaire was mentioned by Frechkop (1938) as "*Crocidura nanilla*" in his account on the mammals of the Albert National Park (now Parc National des Volcans). The species might also occur

Table 1

Measurements of *Sylvisorex vulcanorum* n. sp.

Specimen-No. Sex and age	3726 ♀ ad	3703 ? ad	3738 ♀ ad	3006 ♀ y	2335 ? y	2063 ? yad	4841 ♀ yad
Weight (g)	3.5	–	3.5	–	–	–	–
Head and body length	47	48	54	50	45	43	56
Tail length	47	47	51	45	39	48	51
Hindfoot length	9.9	10.2	10.7	10.6	9.8	10.9	10.5
Ear length	7	6.5	6.5	–	5.5	6.6	6.3
Condylo-incisive length	15.8	15.8	15.7	–	–	15.5	16.1
Palatal length	5.9	6.1	6.1	6.3	–	6.4	5.8
Upper toothrow length	6.5	6.5	6.6	6.5	–	6.8	6.8
Interorbital width	3.9	4.1	4.2	3.9	–	4.2	3.9
Zygomatic width	4.9	5.2	5.1	4.8	–	4.9	5.0
Greatest width	7.8	7.9	7.8	8.0	–	7.8	7.7
Postglenoid width	5.3	5.6	5.4	5.2	–	5.2	5.2
Braincase height	4.6	4.4	4.4	–	–	4.2	4.8
Lower toothrow length	6.1	6.1	5.9	6.1	–	6.1	6.1
Height of coronoid process of mandible	3.6	3.7	3.6	3.4	–	3.6	3.7

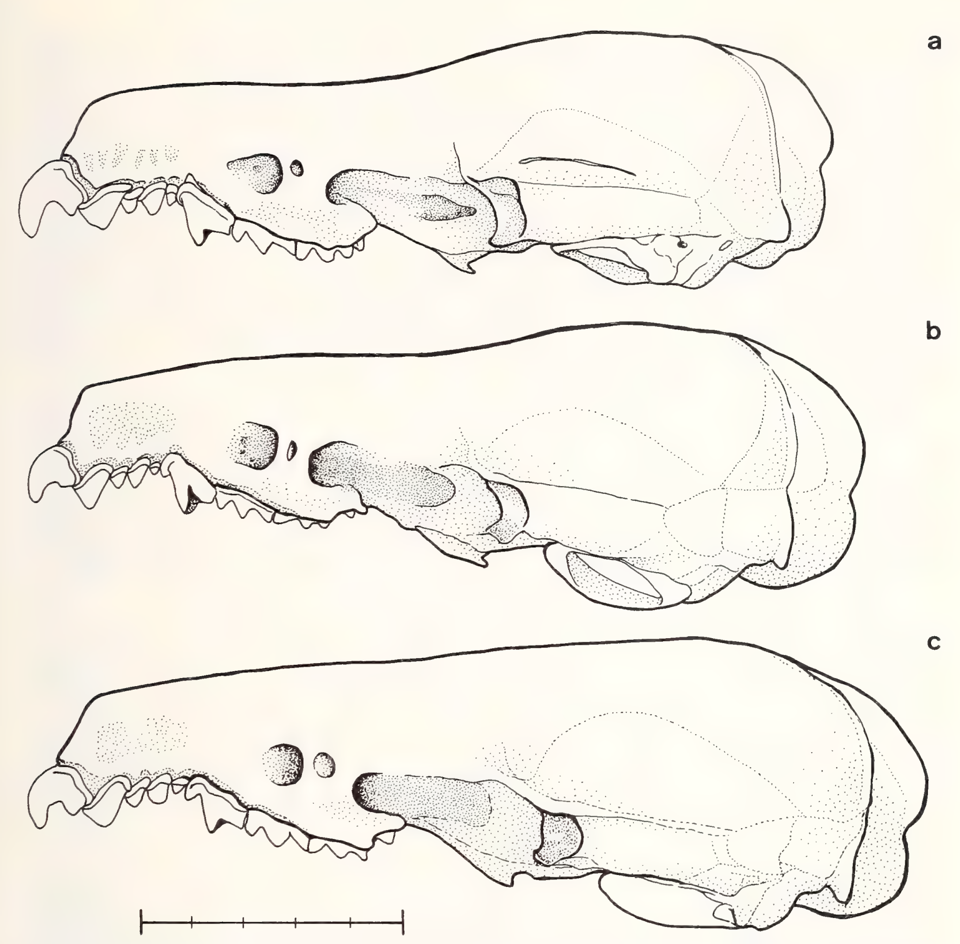


Fig. 2. Crania in lateral view; (a) *Sylvisorex johnstoni* (ZMB 5499 from Bipindi, Cameroon), (b) *Sylvisorex vulcanorum* n. sp. (KMMAT, no 3726, holotype), (c) *Sylvisorex granti* (ZFMK 68.538 from Lwiro, Zaire). Scale is 5 mm. (Drawn by R. HUTTERER)

Table 2

Comparison of mean values of some measurements

Measurement	*S. granti* (n = 7–11)	*S. vulcanorum* (n = 5–7)	*S. johnstoni* (n = 19)
Head and body length	58.0	49.0	45.4
Tail length	55.9	46.9	23.2
Hindfoot length	11.6	10.4	8.3
Ear length	7.5	6.4	5.8
Condylo-incisive length	16.7	15.8	14.9
Palatal length	6.5	6.1	5.9
Upper toothrow length	7.0	6.6	6.4
Interorbital width	4.2	4.0	3.7
Zygomatic width	5.3	5.0	4.8
Greatest width	8.1	7.8	7.2
Lower toothrow length	6.3	6.1	5.8
Height of coronoid process	3.9	3.6	3.6

on the western side of Lake Kivu, although large collections from the Kivu Mountains have been seen in which no specimens of *Sylvisorex vulcanorum* were found. Etymology: Named for the volcanoes on which the new species lives. Relationships: *Sylvisorex vulcanorum* must only be compared with *S. johnstoni* and *S. granti*. The recently described *S. howelli* (Jenkins 1984), though of similar small size, has the tail partly covered by long bristles and an otherwise different skull and requires therefore no further comment here.

From *S. johnstoni* the new species differs by its longer tail, longer hindfoot and the overall blackish colouration (Fig. 1). The skulls of both are similar but that of *S. vulcanorum* is slightly longer and broader (Table 2). Although its skull is larger, the front teeth of *S. vulcanorum* are smaller than in *S. johnstoni. Sylvisorex johnstoni* and *S. vulcanorum* are allopatric and differ also in their ecology. While the former lives in tropical lowland forests (Dieterlen and Heim de Balsac 1979), the latter only occurs in higher altitudes in primary montane forest regions.

From *S. granti*, the new species differs by a shorter tail, shorter hindfoot, shorter ears, and smaller values for cranial measurements. Most distinctive are the values for condylo-incisive length, upper toothrow length, zygomatic width and height of the coronoid process of the mandible (Table 2). *Sylvisorex granti* and *S. vulcanorum* obviously occur in sympatry, although no definite record of sympatry can be given at the moment. A single specimen of *S. granti* was collected by E. van der Straeten during one of the expeditions at Kitabi (02° 33′ S, 29° 26′ E, 2500 m) on the border of the Nyungwe Forest, Rwanda, indicating that both species live in the Nyungwe Forest.

Within the genus, *Sylvisorex vulcanorum* clearly belongs to the group 2 *(granti, megalura, johnstoni)* as defined by Butler and Greenwood (1979) on mandibular characters. The new species shares some characters with *S. granti* (long tail, blackish colouration) and with *S. johnstoni* (small size, short rostrum, rounded braincase, reduction of the talonid of M_3), thus linking the hitherto aberrant *S. johnstoni* with the other species *(granti, megalura)* of that group. *Sylvisorex johnstoni* now appears to be nothing else but one extreme (smallest and most short-tailed species) within the radiation of the genus *Sylvisorex*.

Acknowledgements

The assistance of the curators of the museum collections mentioned in this text is gratefully acknowledged. R. Hutterer wishes to give his special thanks to Dr. Erik van der Straeten and his wife Brigit who made his work in Belgium a pleasure. Miss Katrin Eckart and Mr. Henry W. Norman prepared the drawings for Fig. 1. The field work in Rwanda was supported by the National Science Foundation of Belgium (F.K.F.O. grant no. 2.0005.79).

Zusammenfassung

Eine neue Art der Gattung Sylvisorex aus Ruanda und Zaire (Insectivora: Soricidae)

Eine neue Spitzmaus, *Sylvisorex vulcanorum* n. sp., wird anhand von Material beschrieben, das kürzlich von Mitarbeitern der Universität Antwerpen im Virunga Nationalpark und im Nyungwe-Wald in Ruanda gesammelt wurde. In Museumsbeständen wurde außerdem ein Exemplar gefunden, das aus dem zairesischen Teil des Virunga Nationalparkes stammt. Äußerlich erscheint *Sylvisorex vulcanorum* wie eine kleine *Sylvisorex granti*, aber in ihren cranialen Merkmalen ähnelt die Art *Sylvisorex johnstoni*, der kleinsten Art der Gattung. Die neue Art wurde nur in natürlichen Berglandschaften zwischen 1900 und 3100 m gefunden und gehört somit zu den Montanendemiten der mittelafrikanischen Gebirgskette.

References

Baeten, B.; van Cakenberghe, V.; de Vree, F. (1984): An annotated inventory of a collection of bats from Rwanda. Rev. Zool. afr. **98**, 183–196.

Butler, P. M.; Greenwood, M. (1979): Soricidae (Mammalia) from the Early Pleistocene of Olduvai Gorge, Tanzania. Zool. J. Linn. Soc. **67**, 329–379.

Dieterlen, F.; Heim de Balsac, H. (1979): Zur Ökologie und Taxonomie der Spitzmäuse (Soricidae) des Kivu-Gebietes. Säugetierkdl. Mitt. **27**, 241–287.

Frechkop, S. (1938): Mammifères. Exploration du Parc National Albert, Mission G. F. de Witte (1933–1935), Fasc. **10**, 103 pp., 19 plates, 1 map. Bruxelles.
Heim de Balsac, H.; Lamotte, M. (1957): Evolution et phylogénie des soricidés africains 2. La lignée *Sylvisorex-Suncus-Crocidura.* Mammalia **21**, 15–49.
Jenkins, P. D. (1984): Description of a new species of *Sylvisorex* (Insectivora: Soricidae) from Tanzania. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.) **47**, 65–76.
Thomas, O. (1904): On mammals from the Island of Fernando Po, collected by Mr. E. Seimund. Proc. zool. Soc., London 1904 (2), 183–193.
van der Straeten, E.; Verheyen, W. N. (1983): Nouvelles captures de *Lophuromys rahmi* et *Delanymys brooksi* en République Rwandaise. Mammalia **47**, 426–429.

Authors' addresses: Dr. Rainer Hutterer, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Adenauerallee 150–164, D-5300 Bonn 1, FRG; Prof. Dr. Walter Verheyen, Laboratorium voor Algemene Dierkunde, Rijksuniversitair Centrum, Groenenborgerlaan 171, B-2020 Antwerpen, Belgium

Organisation spatiale, competition et dynamique des populations sauvages de Souris (*Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty) du Midi de la France

Par J. Cassaing et H. Croset

Reception du Ms. 7. 3. 1985

Abstract

Spatial organization, competition and dynamics of wild mice populations (Mus spretus Lataste and Mus musculus domesticus Rutty) in Southern France

Investigated the spatial organization of wild populations of mice in Southern France, we find that overlap of population distribution does not occur except along a narrow coastal (syntopy). Since direct competition and ecophysiological results cannot account for all aspects of the habitat segregation, we combine demographic data with distribution of individuals and behavioral patterns: major differences become apparent in their spatial and social organization, by establishing a sedentariness index. In densily covered habitats *Mus spretus* males patrol large home ranges within which they are sedentary and territorial. Such a behavior suggests that this species cannot successfully colonize sparsely covered habitats: home range to be controlled becoming then much too large. This situation is present in the dune habitat of the "Petite Camargue", solely inhabited by *M. m. domesticus.* The wandering and nomadic behavior of this latter species enables it to occupy such areas and reconstitute its population after migration due to its social behavior resulting in frequent interindividual contacts.

Introduction

Deux espèces de Souris vivent en sympatrie dans le Sud de la France, l'Espagne et l'Afrique du Nord (Britton-Davidian et Thaler 1978): il s'agit de *Mus spretus,* à vie toujours sauvage, et de la semi-espèce occidentale de *Mus musculus,* qui doit être dénommée *Mus musculus domesticus* (Thaler et al. 1982), à la fois sauvage et commensale. Dans le Midi de la France, des populations sauvages des deux expèces coexistent en syntopie sur une frange littorale peu étendue; *M. m. domesticus* est exclu des zones arides, comme les garrigues à chêne-kermès, occupées seulement par *Mus spretus* dont les exigences hydriques sont moindres (Sicard et al. 1985). En revanche, l'absence de *Mus spretus* de certaines zones littorales occupées par *M. m. domesticus* ne peut être expliquée par la compétition directe: des confrontations dyadiques réalisées en terrarium (Cassaing 1984) révèlent la supériorité

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5005-0271 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 271–284

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

individuelle des mâles, très agressifs, de *M. spretus.* A l'inverse, une population enclose de cette espèce est confinée par *M. m. domesticus*, et cesse de se reproduire (Orsini et al. 1982; Cassaing 1984).

Les comportements d'interaction interspécifiques interviennent de façon complexe et ne peuvent expliquer à eux-seuls la ségrégation observée, tout comme les paramètres éco-physiologiques. L'interprétation des résultats obtenus nécessite une connaissance précise de données étho-écologiques adéquates concernant les espèces dans leur milieu naturel (Eisenberg 1967; Grant 1972; Cassaing 1984): ainsi un certain nombre de travaux, en particulier sur les Campagnols, montrent que densité moyenne et fluctuations de densité sont fortement dépendants du comportement d'espacement («spacing behaviour»), particulièrement quand la population est en phase de multiplication (Chitty 1967; Krebs 1978).

Les variations de la distanciation entre individus sont sous la dépendance des interactions interindividuelles, qui déterminent la territorialité ou l'existence de hiérarchies, le taux de dispersion etc. . . . En cas de restriction des ressources, les individus subordonnés ou non territoriaux disparaissent par mortalité ou dispersion. Pour Myers et Krebs (1970) puis Krebs (1978), les migrants diffèreraient génétiquement et comportementalement. Les migrations peuvent toutefois affecter plus d'individus, voire toute la population en situation de compétition: c'est notamment le cas chez *Mus m. domesticus* dont les populations migrent en présence de *Peromyscus* plus sédentaire (Caldwell et Gentry 1965; Sheppe 1967). La mobilité représenterait ainsi une alternative à la compétition «ouverte» (Taylor et Taylor 1977); ce phénomène très répandu a été appelé compétition négative par Hutchinson (1957).

C'est donc par l'intermédiaire des structures sociales que les comportements d'interaction vont intervenir: les différentes stratégies ainsi déterminées pourront avantager l'une des espèces dans l'occupation de certains types d'habitats et du fait de la compétition aboutir à l'exclusion de l'autre.

Nous nous proposons dans cet article d'analyser les facteurs de l'organisation spatiale des deux espèces de Souris du Midi de la France: densité de population et ses variations, paramètres démographiques (classe d'âge, sex-ratio, taux de disparition), déplacements et sédentarité des individus, ainsi que leur distribution (agrégation, association de différentes catégories d'individu). Puis, à la lumière de nos résultats sur les comportements d'interaction en laboratoire et en enclos de population (Cassaing 1984), nous analyserons comment ces facteurs pourraient intervenir dans la compétition interspécifique et la ségrégation au niveau de l'habitat.

Materiel et methodes

Les données de terrain sont obtenues à partir de quadrat de grandes dimensions, et à ce titre ne sont guère comparables, concernant les Souris, qu'avec les travaux de Tomich (1970) à Hawaï et Fitzgerald et al. (1981) en Nouvelle-Zélande, du fait des biais inhérents aux études en petit quadrat (Duplantier et al. 1984). La méthodologie employée, les calculs d'estimation de la densité ainsi que la description des stations d'études sont précisés dans nos articles précédents (Orsini et al. 1982; Duplantier et al. 1984a, b). On rappelera seulement les principaux aspects ici.

Stations d'étude

Les trois stations d'études choisies sont représentatives des trois types de situations rencontrées dans le Midi de la France: présence de l'une ou l'autre espèce et les deux espèces à la fois.

Station 1: elle est située en Petite Camargue; il s'agit d'un complexe dunaire entre mer et étang, avec des bas-fonds inondables, des zones sableuses colmatées et des dunes. De l'eau douce y est disponible toute l'année à faible profondeur, ce qui permet une occupation permanente par *Mus m. domesticus.*

Station 2: il s'agit d'une garrigue à chêne-kermès *(Quercus coccifera)* et genêt-scorpion *(Genista*

scorpius) sur calcaire Jurassique, située à Murviel – les – Montpellier. Cette station est caractérisée par son extrême aridité estivale; elle est occupée par *Mus spretus.*

Station 3: elle est située sur l'étroit cordon littoral de Palavas à Frontignan (lieu-dit «Les Aresquiers»), entre mer et étang. La largeur du cordon varie suivant le niveau des étangs. La végétation y est distribuée en mosaïque, avec sansouïres, jonçaies et zones dunaires basses. Le quadrat échantillonnée englobe la largeur disponible (100 à 250 m) sur un kilomètre de long. Cette zone est occupée par les deux espèces.

Estimation des densités

Les captures sont réalisées avec des pièges grillagés et un appât attractif (pâte faite d'un mélange de farine, eau, sardine et huile d'olive). Les pièges utilisés sont des pièges Firobind: chaque emplacement est espacé de 30 m et comporte deux ou trois pièges suivant les densités rencontrées. Le quadrat de Petite Camargue a 242 emplacements (soit 11 × 22 lignes) et draine les animaux sur une vingtaine d'hectares; celui de Murviel en a 121 (soit 11 × 11 lignes) et celui des Aresquiers «en moyenne» 150.

L'estimation de l'effectif est réalisée de la manière suivante: une session d'échantillonnage, répétée tous les 3–4 mois dure deux semaines; lors de la première semaine, considérée comme la «capture» pour l'application de l'indice de Lincoln, les individus sont marqués si nécessaire, puis, soit relâchés tous les jours à leur point de capture, soit au bout de trois nuits maximum (ce qui a permis des analyses génétiques). La deuxième semaine est considérée comme recapture pour l'indice de Lincoln. Nous avons utilisé une maille de 30 m à la capture, et de 22 m à la recapture en disposant d'un emplacement supplémentaire au centre de chaque maille. Nous avons pu ainsi déterminer la maille optimale pour l'estimation des déplacements et des densités (Duplantier et al. 1984b).

Autres paramètres démographiques

Les individus sont répartis en 4 classes d'âge selon leurs mensurations corporelles (longueur totale et poids) à la première capture, sur la base de données sur la croissance corporelle obtenues en élevage. A la capture, on juge également l'état sexuel et les individus sont répartis en «actifs» et «inactifs» suivant le cas (testicules scrotaux ou abdominaux pour les mâles; vagin ouvert, gestation ou mammelles visibles chez les femelles).

Nous utiliserons comme paramètre de la vitesse de renouvellement le taux de disparition des individus marqués, calculé comme suit: au nombre d'individus marqués (M) à la session n, on retranche le nombre de marqués (m) recapturés à la session n + 1; le résultat est rapporté à la situation de départ; on a alors $T = M - m/M \times 100$. Ce paramètre permet de juger des influences saisonnières sur la survie.

Déplacement et sédentarité

Les déplacements sont mesurés par la distance linéaire qui sépare deux points de capture. Lorsque plusieurs points de captures sont disponibles au cours d'une même session (du fait d'études génétiques menées simultanément, nous n'avons parfois relâché les animaux qu'au bout des trois nuits de capture d'une part, et des deux nuits de recaptures d'autre part), nous utiliserons la Distance Maximale de Recapture (Spitz 1969), mesurée entre les deux points de capture les plus extrêmes. Lorsque nous n'avons relaché qu'une fois les individus, plusieurs jours (3 à 8 maximum) séparent la capture de la recapture. Dès lors, il n'y a pas de phénomène d'habituation comme cela risque de se produire lorsque les recaptures sont effectuées d'un jour sur l'autre: nous utiliserons alors la Distance de Recapture (D.R.).

La moyenne obtenue pour tous les individus recapturés deux fois ou plus caractérise l'ensemble de la population et peut être utilisée pour déterminer sa sédentarité globale de la manière suivante: on détermine le centre géométrique des points de capture d'un individu pour une session d'échantillonnage donnée; à la session suivante, on évalue la distance linéaire qui sépare le nouveau centre d'activité du précédent. La moyenne de ces distances pour l'ensemble des individus (ou une catégorie quelconque) qu'on appelera «Déplacement Saisonnier de l'Activité» (D.S.A.) est alors rapportée à la demi-somme des distances de recaptures des deux sessions. Si le rapport est inférieur à l, la population est restée globalement sédentaire; il y a un glissement d'aire pour les valeurs approximativement comprises entre l et 1,5, et migration pour les valeurs supérieures, les domaines étant alors largement disjoints.

Relations spatiales

Dans son étude sur les structures sociales des populations sauvages de Souris nord-californiennes, Myers (1974) suppose que les individus vivant à proximité les uns des autres sont capturés aux mêmes emplacements. Du fait des déplacements importants (plusieurs dizaines à plusieurs centaines de mètres) que nos travaux ont révélés, cette assertion risque de ne pas être vérifiée avec une maille

insuffisante: nous avons en effet montré l'effet de concentration artificielle des domaines dans ce cas (Duplantier et al. 1984a). Nous postulerons que les individus capturés aux mêmes emplacements ont a priori une probabilité de rencontre supérieure entre eux que vis-à-vis des autres, ce qui ne préjuge pas de leur proximité ou promiscuité permanente. Nous rechercherons alors si des catégories d'âge ou de sexe sont préférentiellement «associées» dans les captures, ou au contraire sont préférentiellement «dissociées».

Resultats

Paramètres démographiques

Cas de Mus musculus domesticus sur le littoral de Petite Camargue

En Novembre, la population est très jeune avec 15 % d'adultes seulement. Elle se caractérise également par un déficit en femelles: le sex-ratio est de 1,6 en 1979 et 1,3 en 1980. Cela est vrai pour toutes les classes d'âge. Par la suite, la population décroit jusqu'à la fin du Printemps pour passer de 160 à 36 individus en Juin, soit d'environ 6 à 1 individu/hectare. A ce moment, les bêtes sont sexuellement actives: quatre femelles sur les cinq capturés sont pleines ou allaitantes. Le sex-ratio, 15/5, accentue la tendance hivernale (33/17 en Mars). En Novembre 1980, aucun individu des sessions précédentes n'est repris, ce qui résulte d'un taux de disparition mensuel moyen de 20 % remarquablement constant tout au long de l'année. On observe donc la même décroissance au cours de l'Hiver suivant, et la date un peu plus tardive de la session de Printemps permet de constater que la reproduction ne débute pas en Avril, alors qu'en Juin où la densité est inférieure à 0,5 individu/hectare, on capture une femelle en fin de gestation.

Cas de Mus spretus en garrigue à Murviel-les-Montpellier

La première session réalisée en Février 1980 montre une population où toutes les classes sont également représentées, à l'exception des juvéniles (poids inférieur à 7 g), avec un sex-ratio proche de l'équilibre. Peu de bêtes sont sexuellement actives. La situation démographique des deux espèces, avec une densité d'environ 4 individus/ha, est assez proche, hormis le sex-ratio. En Juin, on ne trouve que des adultes alors que les effectifs ont chuté: le taux de disparition est assez élevé (26 %); la reproduction est donc totalement suspendue entre Février et Mai. Jusqu'ici, les mêmes phénomènes que chez *M. m. domesticus* se produisent, avec un décalage dans le temps. A l'Automne, le sex-ratio est déséquilibré en faveur des mâles (2,5); la reproduction va se poursuivre pendant tout l'Hiver avec un taux de disparition faible, seulement 12 % mensuel, ce qui entraîne une multiplication par 3,5 des effectifs. La proportion d'individus actifs est encore de 30 % mais la reproduction marque un arrêt en Février-Mars, aucun juvénile n'étant présent en Mars. Le sex-ratio se rééquilibre: 1,5 puis 1 en Juin. La population de *M. spretus* est alors à son maximum, mais la densité se stabilise autour de 10 individus/ha depuis la fin de l'Hiver. A ce moment, la population de *M. m. domesticus* est à son point le plus bas. En Septembre 1981, la population s'est renouvelée pour les $^2/_3$ à un rythme rapide et les effectifs sont restés constants malgré un taux de disparition élevé (30 %). On note également l'arrêt de la reproduction en Août. En Automne, le sex-ratio est à nouveau déséquilibré en faveur des mâles (1,4) comme pour l'autre espèce.

Variations d'effectifs suivant le sexe

Chez *M. m. domesticus,* les gains et les pertes restent toujours parallèles d'un sexe à l'autre, contrairement à *M. spretus* chez qui 3 cas sont à distinguer:

1. la population décroît (Printemps 1980); les pertes en mâles et en femelles sont équivalentes, tandis que la reproduction est arrêtée.

2. la population est en phase de croissance (Automne 1980); il apparaît un surplus de mâles (ou un déficit en femelles).
3. la population est stable. Au Printemps, il y a une perte relative en mâles par rapport au nombre de présents à la fin de l'Hiver; bien que non significative, cette perte est inattendue puisque la reproduction s'est poursuivie tout l'Hiver et que la croissance individuelle est bonne. On observe d'ailleurs un léger gain en femelles. En Eté, il y a cette fois un recrutement apparent plus important en mâles, correspondant peut-être plus à la disparition d'un certain nombre de femelles qu'à un réel recrutement en mâles.

Déplacements et sédentarité

Cas de M. m. domesticus

L'importance des déplacements instantanés chez les petits Rongeurs est à souligner, comme nous l'avions déjà noté dans nos précédents articles (Duplantier et al. 1984a, b): en effet, pour *M. m. domesticus* en Petite Camargue, la distance maximale de recapture avoisine ou dépasse toujours 100 m. Ces longs déplacements affectent toutes les catégories d'individus, quelle que soit la saison, mais avec une grande variabilité individuelle. Les résultats obtenus sur le quadrat des Aresquiers (où *M. spretus* est présent) montrent que ces déplacements dépendent de l'habitat et/ou de la compétition interspécifique, puisque la moyenne est ici de 32 m.

Nous avons cherché à vérifier si dans le temps, soit 3 ou 4 mois plus tard, les individus parcourent toujours les mêmes zones et seraient donc sédentaires sur de grands domaines, ou si ces déplacements importants sont le signe d'un nomadisme à court terme, auquel cas le centre d'activité se serait plus ou moins largement déplacé. Pour celà nous avons calculé l'indice défini plus haut, en mesurant le Déplacement Saisonnier de l'Activité (D.S.A).

Entre Novembre et Mars 1980, l'indice vaut 0,6: la population dans son ensemble est restée sédentaire. Entre Mars et Juin, l'indice passe à 1,5: il y a un certain décalage de l'activité. Aucun individu marqué n'est repris en Novembre. La session suivante a été réalisée en Avril: les effectifs sont réduits (cf. tableau 1a) et 2 individus seulement sont recapturés et localisés à 182 m et 474 m du centre d'activité précédent, ce qui donnerait un indice de 3,9 avec les D.R.M de Novembre et Avril. Ces données incitent à penser qu'un certain nombre d'individus ont effectué une dispersion du même ordre de grandeur et dès lors résideraient hors du quadrat. En Juin, l'indice est de 1,5, mais ce chiffre englobe en fait deux catégories d'individus (voir Discussion).

Cas de Mus spretus

Sur le littoral à Frontignan les déplacements instantanés de *M. spretus* (112 m en moyenne) sont nettement supérieurs à ceux de *M. m. domesticus* (32 m). Ils sont équivalents à ceux de cette dernière où elle est seule présente, soit en Petite Camargue. En garrigue (Tableau 2b), les déplacements sont plus réduits: les moyennes les plus élevées sont celles de Février et d'Octobre 1980, autour de 50 m, alors que les densités sont faibles. Les femelles se déplacent en général plus que les mâles, dont les Distances de Recapture (D.R) sont très faibles en Hiver 1981: moins de 15 m.

L'estimation du déplacement du centre d'activité au Printemps 1980, alors que chutent fortement les effectifs, montre une mobilité d'ensemble de la population: l'indice moyen est de 1,8. En 1981, on observe cette fois une phase de croissance puis de stabilité des effectifs: or, l'indice de sédentarité reste compris entre 1,5 et 2. Dans son ensemble la population présenterait donc une certaine mobilité permanente. Mais dans le détail, on note une forte variabilité suivant le sexe et la saison: en Hiver, pendant la phase de croissance, les mâles sont mobiles et les femelles sédentaires. Au Printemps, la situation est inversée: les femelles sont très nomades en moyenne (indice 2,5) bien que leurs déplacements instanta-

Tableau 1a

Paramètres démographiques des populations sauvages de Souris du Midi de la France: *Mus musculus domesticus* sur le littoral de Petite Camargue

	Novembre 1979	Mars 1980	Juin 1980	Décembre 1980	Avril 1981	Juin 1981
Effectif capturé	129	50	19	118	12	4
Sex ratio	1,55 (73♂ 47♀)	1,94 (33♂ 17♀)	2,80 (14♂ 5♀)	1,27 (66♂ 52♀)	1 (6♂ 6♀)	– (1♂ 3♀)[b]
Nombre d'adulte (dont mâles et femelles)	21 (13♂ 8♀)	9 (5♂ 4♀)	10 (5♂ 5♀)	7 (6♂ 1♀)	10 (6♂ 4♀)	3 (1♂ 2♀)
Individus sexuellement actifs	3,1 %	20 %	42,1 %	5,1 %	66,7 %	–[b]
Effectif estimé (indice de Lincoln)	161	55	36	169	23	–[b]
Variations de l'effectif estimé[a]	–[b]	−18,7 %	−9,9 %	+93,6 %	−18,3 %	−36,4 %[c]
Taux de disparition des individus capturés[a]	–[b]	20,6 %	23,8 %	17,9 %	20,8 %	45,5 %
Variations du nombre de mâles et de femelles ♂	–	−15,1 %	−16,6 %	+17,9 %	−19,2 %	−45,5 %
♀	–[b]	−17,6 %	−20,4 %	+17,9 %	−18,7 %	−45,5 %

[a] il s'agit de variations mensuelles moyennes. [b] données insuffisantes ou absentes. [c] variation de l'effectif capturé (estimation impossible).

Tableau 1b

Paramètres démographiques des populations sauvages de Souris du Midi de la France: *Mus spretus* en garrigue à Murviel

Mêmes remarques qu'au tableau 1a

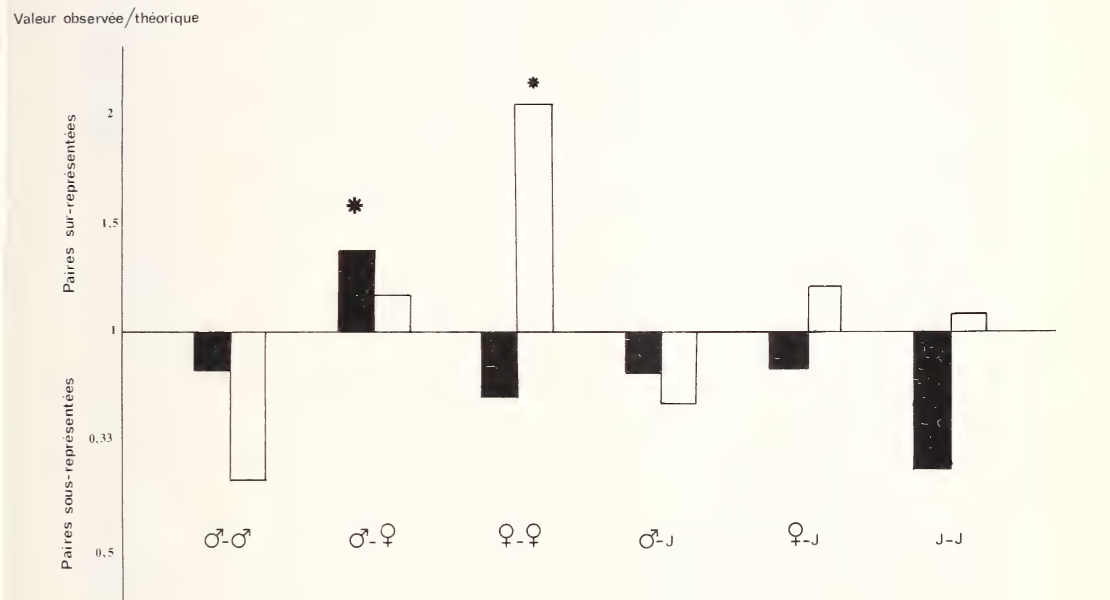
	Février 1980	Mai 1980	Octobre 1980	Mars 1981	Juin 1981	Septembre 1981
Effectif capturé	38	7	25	79	76	78
Sex ratio	1 (19♂ 19♀)	0,75 (3♂ 4♀)	2,57 (18♂ 7♀)	1,47 (47♂ 32♀)	1 (38♂ 38♀)	1,44 (46♂ 32♀)
Nombre d'adultes (dont mâles et femelles)	11 (5♂ 6♀)	7 (3♂ 4♀)	11 (7♂ 4♀)	44 (27♂ 17♀)	49 (24♂ 25♀)	21 (15♂ 6♀)
Individus sexuellement actifs	5,3 %	71,4 %	44 %	30,4 %	51,3 %	35,9 %
Effectif estimé (indice de Lincoln)	42	16	31	107	124	111
Variations de l'effectif estimé[a]	–[b]	−20,2 %	+20,5 %	+42,7 %	+15,9 %	−3,7 %
Taux de disparition des individus capturés[a]	–[b]	26,3 %	17,5 %	12,2 %	22,2 %	29,9 %
Variations du nombre de mâles et de femelles ♂	–	−27,5 %	+109,5 %	+28,3 %	−8,2 %	+7,4 %
♀	–[b]	−25,7 %	+16,4 %	+62,6 %	+6,8 %	−5,6 %

nés soient réduits (autour de 22 m). En réalité, cet indice englobe deux catégories d'individus (cf. Discussion). Enfin en Eté, il se produit une restructuration générale: les indices des mâles et des femelles sont plus proches (autour de 2), ces dernières étant plus mobiles.

Relations spatiales

Chez *M. m. domesticus,* les grands déplacements et le petit nombre de recaptures effectués rendent les captures multiples peu nombreuses. Toutefois en regroupant les données de Novembre 1979 et 1980 (voir fig.), il apparaît que les femelles sont un peu plus capturées ensemble (X2 = 4,31; 0,05 < p < 0,02).

Chez *Mus spretus,* mâles et femelles adultes sont significativement capturés plus souvent au même emplacement lorsqu'on regroupe tous les résultats de 1980 (fig.). Dans le détail il existe une forte variabilité: ainsi, mâles et femelles sont largement associés en Mars et en Septembre, tandis que l'association femelle-jeune est bien représentée en Juin et plutôt sous-représentée en Mars (comme l'association mâle-jeune) et en Septembre.



Associations par paires réalisées par capture au même emplacement; ces données proviennent des sessions de Mars, Juin et Septembre sur le quadrat de Murviel pour *Mus spretus* (en noir) et de Novembre 1979 et 1980 sur le quadrat de Petite Camargue pour *M. musculus domesticus* (en blanc). ♂ : mâles, ♀ : femelles, j: jeunes. ✱: X2 significatif; ✱: X2 très significatif

Discussion

Nos résultats sur les déplacements montrent une variation de leur longueur moyenne pour une même espèce suivant les zones: la D.R.M. de *spretus* passe du simple au double entre la garrigue et les zones littorales où cette espèce est présente. Il n'existe pas actuellement de comparaison avec d'autres travaux pour celle-ci; ce n'est pas le cas pour *M. m. domesticus.* Nos propres données montrent pour cette espèce également une variation de la dimension des déplacements instantanés suivant l'habitat: en Petite Camargue, la D.M.R. ne descend guère en dessous de 100 m pour toutes les catégories d'individus. A Frontignan, soit dans la zone de syntopie où la couverture végétale est plus complexe, la D.M.R. n'est que de 34,5 m. Les populations de cette espèce qui vivent dans les milieux anthropiques ont des

déplacements encore plus réduits, parfois inférieurs à 4 m (Young et al. 1950; Selander 1970; Stickel 1979). En revanche, dans une forêt sempervirente en Nouvelle-Zélande, Fitzgerald et al. (1981) trouvent sur des périodes de 2–3 semaines une mesure linéaire du domaine (range length) de 123 m, les densités étant du même ordre que sur notre quadrat de Petite Camargue.

Les dimensions du domaine peuvent également varier du fait des interactions avec d'autres espèces: De Long (1967) signale que l'interférence de *Mus* avec une population de *Microtus* entraîne une diminution du domaine d'activité des premiers, la distance linéaire étant seulement de 11 m. Tomich (1970), en milieu insulaire à Hawaï, qui utilise le «average D» de Brant (1962) trouve une distance de 25 à 43 m pour les mâles, 11 à 36 m pour les femelles suivant les zones; or des Rats *(Rattus rattus, R. exulans)* sont présents sur l'île et régulièrement piégés.

Par ailleurs, ce même auteur signale que le domaine estimé augmente avec l'effort de repérage par tracking; en revanche, nous avons noté que la moyenne des distances de recaptures successives avec relâcher tous les jours tend à diminuer au cours d'une session de piégeage continu et ne peut être utilisée comme paramètre permettant d'estimer le domaine vital. Tomich (1970) insiste également sur la forte tendance à revenir dans un piège précédemment visité; or cela diminue beaucoup la moyenne de recapture. Dans notre étude, nous disposons toujours de 2 points de captures séparés par un intervalle de 3 à 8 jours qui comprend systématiquement 3 jours sans piégeage, ce qui évite une habituation trop forte.

Le domaine vital change également au cours de l'année en relation avec les périodes de reproduction, comme l'a montré S. Randolph (1977) pour le Mulot *(Apodemus sylvaticus)*: les mâles augmentent très nettement leurs déplacements quotidiens au début de la période de reproduction, contrairement aux femelles.

Toutes ces observations montrent que la longueur des déplacements varie en fonction de nombreux facteurs:

- Le piégeage et plus généralement la méthodologie utilisé (Fitzgerald et al. 1981; Duplantier et al. 1984b).
- La structure de l'habitat.
- La répartition des ressources.
- Les interactions avec d'autres espèces.
- Des facteurs sociaux plus difficiles à appréhender comme les motivations individuelles (qui changent avec l'âge et la saison) et le rang social.

Une étude comparative des résultats est donc très délicate, et nécessiterait une connaissance précise de tous ces facteurs. De plus, un certain nombre d'études généralement cités (Baker 1946; Anderson 1967; Tomich 1970; Berry et Jacobson 1974; Myers 1974) ont été réalisées en milieu insulaire; or, les espèces qui y vivent peuvent différer dans leur mode d'occupation de l'espace (ainsi que d'autres paramètres) comme Sullivan (1977) l'a montré chez *Peromyscus.*

Dans la discussion des résultats, nous utiliserons la D.M.R. comme paramètre de mesure du domaine vital au temps t. Les données ponctuelles disponibles dans la zone de syntopie en Novembre 1980 (Cassaing 1982), montrent qu'un chevauchement complet des domaines est possible entre les deux espèces: un couple de *Mus spretus* et 5 jeunes occupent une surface qui englobent un groupe de 14 *domesticus*; mais le domaine exploité par ceux-ci est deux fois plus petit que celui des premiers. Au vu des remarques exposées précédemment, la restriction du domaine de *domesticus* par rapport à celui de Petite Camargue pourrait être attribuée à la compétition avec *M. spretus.* En revanche, cette espèce qui se déplace nettement plus que la précédente ne paraît pas affectée par la compétition: dans ce cas, l'augmentation de la D.M.R. observée aux Aresquiers par rapport à la garrigue (105 m contre 35 à 55 m pour la même saison), pourraît être attribuée à la plus grande ouverture du milieu qui présente ici des zones dénudées.

Sédentarité et dispersion

M. m. domesticus, qualifié de semi-nomade par Caldwell (1964), apparaît comme un colonisateur opportuniste qui profite des migrations humaines: des mouvements de grande ampleur devrait donc être mis en évidence. Tomich (1970) signale peu de mouvements entre diverses grilles de pièges situées dans un même champ, mais note en revanche quelques déplacements importants, jusqu'à 2400 m, qui affectent 25 individus sur plus de 1500 captures (soit moins de 2 %); ces migrations s'effectuent entre 5 et 236 jours, avec un exemple de 21 jours pour 920 m. C'est le seul cas quantifié d'une véritable migration. Berry et Jacobson (1974), en effet, indiquent que plus de 20 % de souris se reproduisent dans un site éloigné de 50 à 100 m du site d'où elles sont apparues pour la première fois; mais ces distances sont-elles suffisantes pour parler de véritables migrations? Il en est de même pour l'étude de Myers (1974), qui observe au Printemps des femelles passant d'une grille à l'autre, l'éloignement entre les deux étant de 90 m. Dans ces exemples, il s'agit peut-être d'un glissement de la zone d'activité au cours du temps ou d'un agrandissement de celle-ci; pour trancher entre ces possibilités, il manque la référence aux déplacements instantanés que nous utilisons dans l'indice de sédentarité.

En Petite Camargue, nous trouvons une D.M.R. de 114 m en Novembre et 103 m en Mars; par comparaison, les 65 m qui séparent en moyenne les centres d'activité prouvent qu'il n'y pas eu dispersion. La population décline fortement entre les deux sessions, la reproduction est arrêtée et les individus survivant ont une croissance pondérale très faible. Les conditions régnantes sont plutôt défavorables, et il s'en suit une mortalité sur place de 2 individus par hectare et par mois qui pourrait largement s'expliquer par la prédation.

En 1981, pour des raisons logistiques, la session de Printemps n'a pu être réalisé que fin-Avril, soit 5 mois plus tard, si bien que 2 individus marqués seulement sont repris. Le taux de décroissance comme le taux de disparition des individus marqués sont semblables à l'année précédente. Or ces deux individus sont repris à 474 et 183 m de leur centre d'activité de Novembre; il y a donc eu cette fois-ci dispersion: mais comme la situation démographique est la même qu'en Hiver 79–80, avec un taux de disparition identique, on peut supposer que la dispersion ne s'est pas produite durant l'Hiver, mais en Mars-Avril. Les données disponibles sur les deux ans au Printemps le confirment: sur 10 recaptures, 3 individus ont nettement migré puisque recapturés en moyenne à 289 m, deux autres sont repris à 150 m, enfin les cinq restants sont restés sédentaires (50 m), alors que la moyenne des D.R.M. est de 96 m. Une phase de dispersion a donc lieu au Printemps, en période de faible densité, au début de la période de reproduction, et elle affecte la moitié de l'effectif.

Chez *Mus spretus,* en phase de décroissance (Printemps 1980), on note une mobilité équivalente des deux sexes; on peut attribuer la mauvaise survie à une cause environnementale qui contraint les individus à rechercher les meilleures zones, cela est confirmé par des déplacements instantanés élevés, qui seraient liés à la nécessité d'exploiter un grand domaine.

Quand la population est en phase de croissance (Octobre à Mars 1981), les mâles sont plus mobiles (indice 2,04) que les femelles qui ont peu bougé (indice 1,20); à la fin de cette phase, soit en Mars, les déplacements des mâles sont très réduits (13,5 m), ce qui peut correspondre à un partage du milieu alors que les ressources sont encore abondantes, essentiellement les glands du chêne-kermès. Alors que les mâles ont le plus petit domaine, le nombre de couples repérés par des captures multiples est le plus élevé. Par la suite, on observe un agrandissement du domaine exploité, la D.R.M. passant à 37 m en Juin, corrélativement à une sédentarisation marquée (indice 1,27): en fait elle est très marquée pour les anciens mâles, déjà présents en Octobre (0,79 pour n = 5 contre 1,53 pour n = 14). Dans le même temps, le nombre de mâles diminue et le sex-ratio passe de 1,5 à l, suite à l'élimination des derniers mâles apparus.

Nous aurions alors pour ces mâles sédentaires tous les attributs de la territorialité telle

Tableau 2a

Déplacements instantanés (mesurés par recaptures au cours d'une même session de piégeage) et déplacements saisonniers du centre d'activité théorique des Souris du Midi de la France. La sédentarité est mesurée par le rapport déplacements saisonniers/déplacements instantanés: *Mus musculus domesticus* sur le littoral de Petite Camargue

Sessions de piégeage		Novembre 1980*	Mars 1980	Juin 1981	Novembre 1980	Avril 1981	Juin 1981
Densite/hectare		6,51	2,27	1,52	6,81	0,99	–
Déplacements instantanés (DR ou DMR)	♂	$\overline{m}$ = 120,2 (n = 23)	$\overline{m}$ = 95,1 (n = 8)	$\overline{m}$ = 116,2 (n = 3)	$\overline{m}$ = 125,2 (n = 23)	$\overline{m}$ = 101,2 (n = 3)	90 (n = 1)
	♀	$\overline{m}$ = 103,6 (n = 22)	$\overline{m}$ = 114,2 (n = 6)	$\overline{m}$ = 30,0 (n = 1)	$\overline{m}$ = 102,5 (n = 24)	$\overline{m}$ = 62,4 (n = 2)	–
	Total	$\overline{m}$ = 112,06 ± 13,80	$\overline{m}$ = 103,28 ± 18,44	$\overline{m}$ = 94,62 ± 43,10	$\overline{m}$ = 113,57 ± 12,99	$\overline{m}$ = 85,72 ± 27,23	–
Déplacements Saisonniers de l'Activité (DSA)	♂		$\overline{m}$ = 72,6 (n = 16)	$\overline{m}$ = 125,7 (n = 5)	–	183,1 (n = 1)	242,0 (n = 1)
	♀		$\overline{m}$ = 54,4 (n = 11)	$\overline{m}$ = 185,1 (n = 3)	–	474,3 (n = 1)	30,0 (n = 1)
	Total		$\overline{m}$ = 65,15 ± 8,33	$\overline{m}$ = 147,98 ± 46,37	–	–	–
Indice de sédentarité	♂		0,67	1,27	–	–	–
	♀		0,50	1,87	–	–	–
	Total		0,61	1,50	–	–	–

* données insuffisantes ou absentes.

Tableau 2b

Déplacements instantanés (mesurés par recaptures au cours d'une même session de piégeage) et déplacements saisonniers du centre d'activité théorique des Souris du Midi de la France. La sédentarité est mesurée par le rapport déplacements saisonniers/déplacements instantanés: *Mus spretus* en garrigue à Murviel

Sessions de piégeage		Printemps 1980*	Octobre 1980	Mars 1981	Juin 1981	Septembre 1981
Densité/hectare		3,50 –> 1,33	2,49	10,64	11,46	10,01
Déplacements instantanés (DR ou DMR)	♂	$\overline{m}$ = 54,6 (n = 10)	$\overline{m}$ = 50,8 (n = 8)	$\overline{m}$ = 13,5 (n = 16)	$\overline{m}$ = 36,6 (n = 15)	$\overline{m}$ = 29,0 (n = 20)
	♀	$\overline{m}$ = 37,7 (n = 9)	$\overline{m}$ = 59,3 (n = 3)	$\overline{m}$ = 21,7 (n = 13)	$\overline{m}$ = 22,5 (n = 18)	$\overline{m}$ = 38,0 (n = 16)
	Total	$\overline{m}$ = 46,60 ± 7,91	$\overline{m}$ = 53,09 ± 7,10	$\overline{m}$ = 17,17 ± 4,46	$\overline{m}$ = 28,90 ± 5,39	$\overline{m}$ = 32,99 ± 4,17
Déplacements Saisonniers de l'Activité (DSA)	♂	$\overline{m}$ = 90,5 (n = 3)		$\overline{m}$ = 65,7 (n = 5)	$\overline{m}$ = 32,0 (n = 19)	$\overline{m}$ = 55,8 (n = 5)
	♀	$\overline{m}$ = 76,2 (n = 3)		$\overline{m}$ = 48,6 (n = 2)	$\overline{m}$ = 54,9 (n = 15)	$\overline{m}$ = 66,2 (n = 3)
	Total	$\overline{m}$ = 83,38 ± 19,81		$\overline{m}$ = 60,77 ± 16,78	$\overline{m}$ = 42,80 ± 6,82	$\overline{m}$ = 61,57 ± 14,86
Indice de sédentarité	♂	1,66		2,04	1,27	1,79
	♀	2,02		1,20	2,48	2,23
	Total	1,79		1,73	1,85	1,99

* Les données de Mai 1980 étant insuffisantes mais de même valeur que celles de Février, elles sont regroupées avec celles-ci pour la détermination d'une Distance de Recapture moyenne.

que l'ont définie BROWN et ORIANS (1979), avec fixation dans une zone qui change peu et occupation exclusive de cette zone par une défense active: en effet, en enceinte neutre au laboratoire (CASSAING 1984), les mâles matures présentent à cette époque un taux particulièrement élevé d'actes agressifs au cours des confrontations dyadiques; cette agressivité s'exprime en dehors des préliminaires d'approche qui sont la règle lorsque des relations hiérarchiques existent. Il nous reste cependant à la mettre en évidence sur le terrain. Les femelles sont à ce moment beaucoup plus mobiles, l'extension de leur zone d'activité restant la même (22 m): mais cette mobilité n'affecte pas les femelles gestantes ou allaitantes, dont l'indice est de 0,95 (n = 7) contre 3,55 (n = 8) pour les autres. En été, les effectifs diminuent légèrement, et on assiste à un nomadisme assez général (indice 1,8 pour les mâles et 2,2 pour les femelles); il semble qu'une restructuration totale ait lieu, tandis que les individus anciens disparaissent; la survie des mâles est alors meilleure et le sex-ratio est de 1,4 en Septembre.

Organisation spatiale et sociale

Les données disponibles sur la démographie, les déplacements, et les comportements sociaux, permettent de formuler pour chaque espèce un modèle d'hypothèses sur l'organisation spatiale et sociale.

Chez *M. m. domesticus,* une structure en dèmes fermés est classiquement décrite (ANDERSON 1970; SELANDER 1970; DEFRIES et MCCLEARN 1972): les populations sont distribuées en petites unités (ou dèmes) avec un ou deux mâles reproducteurs, de quatre à sept femelles et quelques jeunes, d'où l'immigration est exclue. Ce modèle a été remis en cause par des études de la diffusion de gènes dans des populations naturelles, à partir d'individus introduits (BERRY et JACOBSON 1974; KIRBY, in BAKER 1984; MYERS 1974; BAKER 1981): la diffusion ne correspond pas à celle attendue si on postule une structure en dèmes fermés. Dans notre étude sur des populations sauvages dont les densités sont inférieures à 10 individus/hectares, comme celle de FITZGERALD et al. (1981), une telle structure est incompatible avec la distribution observée.

Elle ne paraît envisageable que dans le cas de population commensale atteignant des densités élevées sur des périodes de temps prolongées. Pour les populations sauvages, une territorialité individuelle est souvent signalée: pour MYERS (1974), il y aurait exclusion entre mâles reproducteurs, les femelles étant réparties aléatoirement vis-à-vis de ceux-ci; BERRY et JACOBSON (1974) font la même observation, et notent que le domaine d'activité des femelles, qui recoupe ceux de plusieurs mâles au début des périodes de reproduction, tend à être inclus par la suite dans celui d'un mâle unique. Pour ANDERSON (1978), les adultes des deux sexes occupent des zones stables, défendues comme des territoires. FITZGERALD et al. (1981) interprètent le faible recouvrement des domaines qu'ils observent comme un système territorial d'où sont exclus les individus du même sexe, ce qui rejoint les conclusions de JUSTICE (1962); la territorialité, toujours dans l'étude de FITZGERALD et al. (1981), est confirmée par le fait que les captures de deux mâles au même emplacement ne se prolongent jamais: l'un des deux finit par disparaître et l'autre agrandit alors son domaine d'activité.

Ces observations concernent une population dont la plupart des individus ont plus de quatre mois et sont donc matures. Dans notre cas, au moment du pic de densité, la population est jeune et paraît peu structurée, avec de très nombreux déplacements qui se recoupent en tous sens. Puis la population devient plus âgée, mais il n'y a plus dès lors de contact entre les domaines. Cependant, on ne peut exclure l'existence d'agrégats, avec des domaines collectifs, au sein desquels l'agressivité est limitée, controlée par les postures et actes de reconnaissance largement manifestés en enceinte neutre (CASSAING 1984): cela reste à vérifier. Les migrations d'adultes observées entre Mars et Juin excluent l'attachement à un territoire définitif et la colonisation de nouvelles zones reste possible en permanence pour un individu donné, et la population est semi-nomade. Cela permet à

l'espèce d'occuper des zones fluctuantes quant aux conditions de ressources d'où *M. spretus* est absente. Ce serait donc la compétition avec cette espèce qui contraindrait *M. m. domesticus* à adopter, dans le Sud de la France, une stratégie d'occupation de l'espace caractérisée par cette possibilité de migration.

Pour *Mus spretus,* les couples initiaux, formés en début d'Automne, se reproduisent plusieurs fois, jusque fin Janvier au plus tard. Si les effectifs de départ sont faibles, l'espace est largement disponible et de nouveaux couples peuvent se former; sinon, une compétition a lieu avec les premiers occupants, et tourne à l'avantage des premiers; cette phase s'accompagne d'une recherche des zones les plus favorables en ressources, mais également au voisinage d'une femelle au moins par mâle. Lorsque une certaine densité est atteinte, la dispersion est bloquée et les jeunes ne se maintiendraient à proximité des parents que tant qu'ils n'ont pas acquis la maturité sexuelle; nous avons ainsi observé des individus de 20 g, ce qui les classe largement comme adultes, se comporter comme des immatures: mais après mise en cage trois semaines environ avec une femelle, ils se comportent en adulte avec une agressivité très élevée (Cassaing 1984). Les premiers mâles deviennent territoriaux tandis que les autres recherchent des zones libres. L'association mâle-femelle semble se faire avec un chevauchement important de leurs domaines respectifs et paraît nécessaire à l'acquisition de la territorialité liée à l'agressivité et de la maturité sexuelle: celle-ci nécessiterait également un affranchissement des interactions avec le parent mâle. En été, la compétition tourne à l'avantage des mâles matures les plus jeunes.

Dans ce modèle, l'agressivité du mâle serait donc nécessaire pour le maintien de sa dominance, qui lui assure l'exclusivité de la reproduction. En conditions défavorables, les taux de reproduction et de survie sont faibles, et on a des grands territoires et une densité plus ou moins basse: les survivants seront précocément matures (nous avons observé un mâle de 12 g en activité sexuelle en présence de 5 jeunes aux Aresquiers, en Novembre 1980). En conditions favorables, la présence et les interactions féquentes avec le mâle territorial inhiberaient la maturation des jeunes mâles, comme chez les Gerbilles (Swansson 1977). Ces interactions fréquentes ne sont rendues possibles que par une activité de patrouille intense le long de cheminements préférentiels et collectifs, comme nous l'avons mis en évidence par ailleurs (Duplantier et al. 1984b).

Compétition interspécifique

M. spretus, par sa territorialité, son agressivité, ses caractéristiques physiologiques (faibles besoins hydriques, Orsini et al. 1982; Sicart et al. 1985; possibilité d'entrer en léthargie, Petter 1955), apparait plus spécialisé; son mode d'occupation de l'espace consisterait en une optimisation sur place du nombre d'individus, comme en témoigne la limitation observée autour de 10 individus/hectare. *M. m. domesticus,* plus nomade, mais pouvant occuper massivement un milieu restreint si les ressources le permettent en resserant les hiérarchies, optimiserait dans le temps ses effectifs vis-à-vis des conditions présentes.

Les conséquences de ces différentes stratégies pourraient expliquer certains aspects de la répartition des deux espèces dans le Midi de la France. *Mus spretus,* grâce à ses caractéristiques physiologiques est mieux adapté pour résister aux contraintes de sécheresse estivale et ainsi survivre en garrigue; mais il est possible qu'une contre-partie existe, comme la nécessité de pouvoir disposer de ressources suffisantes à l'avance pour faire face à des conditions extrêmes: par exemple un abri ou un terrier où une humidité relative est conservée, ou une surface garantissant des réserves énergétiques plus importantes: ceci ne serait rendu possible que par une stricte territorialité avant la saison sèche.

Mais cette stratégie deviendrait limitative pour occuper des zones où les ressources alimentaires sont espacées ou très variables dans le temps, et exigent l'exploitation de zones éloignées d'une saison à l'autre. Cela pourrait être le cas en Petite Camargue, où le comportement plus nomade de *M. m. domesticus* lui donne un avantage supplémentaire:

ces deux facteurs, limitation intrinsèque de *M. spretus* et au contraire facilitation pour *M. m. domesticus,* expliqueraient l'absence de la première espèce dans ces milieux. Les différences dans l'occupation de l'espace sont manifestes lorsque les deux espèces cohabitent, puisqu'on l'a vu, *Mus spretus* contrôle alors une surface deux fois plus importantes que *Mus m. domesticus* avec seulement un couple adulte: les conditions permettant une occupation de ce type de zone par les deux espèces à la fois sont maintenant à rechercher sur ces bases.

Résumé

Les Souris *Mus spretus* Lataste, 1883 et *Mus musculus domesticus* Rutty, 1772, présentent des populations sauvages permanentes dans le Sud de la France. Leurs aires de répartition ne se recouvrent que sur une mince frange littorale (syntopie). Les résultats sur la compétition directe et l'écophysiologie ne permettent pas d'expliquer tous les aspects de cette ségrégation, d'où la nécessité d'une étude des facteurs de l'occupation de l'espace. En intégrant les paramètres démographiques, la distribution des individus et les comportements d'interaction, les auteurs discutent l'organisation spatiale; des différences importantes apparaissent grâce notamment à l'utilisation d'un indice de sédentarité. Ainsi, chez *Mus spretus,* en milieu fermé, les mâles reproducteurs patrouillent de grands territoires sur lesquels ils sont sédentaires. Cette espèce serait alors peu apte à coloniser des aires trop ouvertes: les domaines à contrôler seraient alors vastes; c'est le cas en milieu dunaire de Petite Camargue où *M. m. domesticus* est seule présente. Cette espèce, grâce à son nomadisme pourrait exploiter de telles zones et y reconstituer ses populations après migrations grâce à ses comportements sociaux facilitant les contacts interindividuels.

Zusammenfassung

Räumliche Organisation, Konkurrenz und Populationsdynamik bei wilden Mäusen (Mus spretus Lataste und Mus musculus domesticus Rutty) in Südfrankreich

Von den beiden Mäusearten *Mus spretus* und *Mus musculus domesticus* gibt es in Südfrankreich freilebende Populationen. Nur in einem schmalen Küstenstreifen sind sie syntop. Da die in früheren Arbeiten behandelte direkte Konkurrenz und die unterschiedliche Ökophysiologie der beiden Arten ihre Trennung nicht vollständig zu erklären vermögen, wird hier als weitere mögliche Ursache die räumliche Verteilung der Individuen beider Arten untersucht. Die Kombination von demographischen Parametern, der räumlichen Verteilung und dem Verhalten gegenüber Individuen der eigenen und der anderen Art führt zu einem Modell der räumlichen und sozialen Organisation beider Arten. Durch die Bestimmung der relativen Seßhaftigkeit werden wichtige Unterschiede in diesem Parameter sichtbar. In dicht bewachsenen Gebieten wie in der mediterranen Garrigue sind die ♂ von *Mus spretus* in großen Territorien sedentär. Dies führt zu der Vermutung, daß sie in offenem Gelände, in dem sie zur Ernährung noch größere Räume benötigen würden, nicht mehr existieren können. Solch ein Gebiet wäre das Dünenhabitat „Petite Camargue", wo *M. m. domesticus* allein vorkommt. Dagegen erlauben Wanderfreudigkeit und Verträglichkeit *M. m. domesticus,* in derartigen Biotopen bei günstigen Bedingungen immer wieder Populationen aufzubauen.

Bibliographie

Anderson, P. K. (1967): The role of breeding structure in evolutionary processes of *Mus musculus* populations. In: Mutation in Population. Proceedings of the Symposium on the Mutational Process. Ed by R. Honcariv. Prague: Academia Prague. Pp 17–21.

Anderson, P. K. (1970): Ecological structure and gene flow in small mammals. Symp. zool. Soc. Lond. **26,** 299–325.

Anderson, P. K. (1978): The serendipitous mouse. Nat. Hist. **87,** 38–43.

Baker, R. H. (1946): A study of rodent population on Guam, Mariana Islands. Ecological Monographs **16,** 393–408.

Baker, A. E. H. (1981): Gene flow in house mice: introduction of a new allele into free-living populations. Evolution **35,** 243–258.

Berry, R.; Jakobson, M. (1974): Vagility in an island of the house mouse. J. Zool. (London) **173,** 341–354.

Brant, D. H. (1962): Measures of the movements and population densities of small rodents. Univ. of Calif. Pub. Zool. **62,** 105–184.

Britton-Davidian, J.; Thaler, L. (1978): Evidence for the presence of two sympatric species of mice (Genus *Mus* L.) in Southern France based on biochemical genetics. Bioch. Genet. **16,** 213–225.

Brown, J.; Orians, G. (1979): Spacing patterns in mobile animals. Ann. rev. Ecol. Syst. **1,** 239–262.

Caldwell, L. D. (1964): An investigation of competition in natural populations of mice. J. Mammalogy **45,** 12–30.
Caldwell, L. D.; Gentry J. B. (1965): Interactions of *Peromyscus* and *Mus* in a one-acre field enclosure. Ecology **46,** 189–192.
Cassaing, J. (1982): Les populations sauvages de Souris du Midi de la France (*Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*): approche étho-écologique et conséquences évolutives. Doct. 3e cycle. Montpellier.
— (1984): Interactions intra- et interspécifiques chez les Souris sauvages du Midi de la France, *Mus musculus domesticus* et *Mus spretus*: conséquences sur la compétition entre les deux espèces. Biol. Behav. **4,** 281–293.
Chitty, D. (1967): The natural selection of self-regulatory behaviour in animal populations. Proc. Ecol. Soc. Aust. **2,** 51–78.
Defries, J.; McClearn, G. (1972): Behavioral genetics and the fine structure of mouse populations: a study in microevolution. Evol. Biol. **5,** 279–291.
De Long, K. (1967): Population ecology of feral house mice. Ecology **48,** 611–634.
Duplantier, J. M.; Orsini, P.; Thohari, M.; Cassaing, J.; Croset, H. (1984a): L'échantillonnage des populations de Muridés: influence du protocole de piégeage sur les paramètres démographiques. Mammalia **48,** 88–96.
Duplantier, J. M.; Cassaing, J.; Orsini, P.; Croset, H. (1984b): Utilisation des poudres fluorescentes pour l'étude du déplacement des petits Rongeurs dans la nature. Mammalia **48,** 25–30.
Eisenberg, J.-F. (1967): A comparative study in rodent ethology with emphasis of social behavior. Proc. U.S. Nat. Mus. **122,** 1–51.
Fitzgerald, B.; Karl, B.; Moller, M. (1981): Spatial organization and ecology of a sparse population of house mice *(Mus musculus)* in a New Zealand forest. J. Anim. Ecol. **50,** 489–518.
Grant, P. (1972): Interspecific competition among rodents. Ann. Rev. Ecol. Syst. **3,** 79–106.
Hutchinson, G. E. (1957): Concluding Remarks. Symposia on quantitative biology **22,** 415–427. New York: Cold Spring Harbour Laboratory.
Justice, K. E. (1961): A new method for measuring home ranges of small mammals. J. Mammalogy **42,** 462–470.
Krebs, C. (1978): A review of the Chitty hypothesis of population regulation. Canadian J. Zool. **56,** 2463–2480.
Myers, J.; Krebs, C. (1970): Genetic, behavioural, and reproductive attributes of dispersing field voles, *Microtus pennsylvanicus* and *Microtus ochragaster.* Ecol. Monogr. **41,** 53–78.
Myers, J. (1974): Genetic and social structure of feral house mouse populations on Grizzly Island, California. Ecology **55,** 747–759.
Orsini, P.; Cassaing, J.; Duplantier, J. M.; Croset, H. (1982): Premières données sur l'écologie des populations naturelles de Souris, *Mus spretus* Lataste et *Mus musculus domesticus* Rutty, dans le Midi de la France. Rev. Ecol. (Terre Vie) **36,** 322–336.
Petter, F. (1955): Note sur l'estivation et l'hibernation observées chez plusieurs espèces de Rongeurs. Mammalia **19,** 444–446.
Randolph, S. (1977): Changing spatial relationships in a population of *Apodemus sylvaticus* with the onset of breeding. J. Anim. Ecol. **46,** 653–676.
Selander, R. K. (1970): Behavior and genetic variation in natural populations. Amer. Zool. **10,** 53–66.
Sheppe, W. A. (1967): Habitat restriction by competitive exclusion in the mice *Peromyscus* and *Mus.* Can. Field Nat. **81,** 81–98.
Sicard, B.; Navajas, M.; Jacquart, Th.; Lachiver, F.; Croset, H. (1985): Métabolisme hydrique de populations de *Mus musculus domesticus* Rutty 1772 et de *Mus spretus* Lataste 1883 soumises à divers régimes hydriques. C. R. Ac. Sci. (sous presse).
Spitz, F. (1969): L'échantillonnage des petits mammifères. In: Problème d'Ecologie. L'échantillonnage des peuplements d'animaux en milieux terrestres. Paris: Ed. Masson
Stickel, L. F. (1979): Population ecology of house mice in unstable habitats. J. Anim. Ecol. **48,** 871–887.
Sullivan, T. (1977): Demography and dispersal in island und mainland populations of the deer mouse *Peromyscus maniculatus.* Ecology **58,** 964–978.
Swanson, H. (1977): In: Population control by social behavior. Ed. by F. Ebling and D. Stoddart. London: Inst. Biol. Pp. 278.
Taylor, L. R.; Taylor, R. A. J. (1977): Aggregation, migration and population mechanics. Nature **265,** 415–421.
Thaler, L.; Bonhomme, F.; Britton-Davidian, J. (1981): Processes of speciation and semi-speciation in the House Mouse. In: Biology of the House Mouse. Ed by R. J. Berry. Symp. zool. Soc. London: Academic Press. Vol. 47, 27–41.
Tomich, P. K. (1970): Movement patterns of field rodents in Hawaii. Pacific Science **24,** 195–234.
Young, H.; Strecker, R.; Emlen, J. (1950): Localization of activity in two indoor populations of house mice, *Mus musculus.* J. Mammalogy **31,** 403–410.

Adresse des auteurs: Dr. Jacques Cassaing et Dr. Henri Croset, Institut des Sciences de l'Evolution, U.S.T.L., Université Montpellier II, Place Eugéne Bataillon, F-34060 Montpellier Cedex, France

Notes sur la reproduction de *Ctenodactylus gundi* rongeur Ctenodactylidae

Janine Gouat

Université Claude Bernard, Laboratoire d'Ethologie Expérimentale, Lyon

Reception du Ms. 18. 3. 1985

Abstract

Notes on the reproduction of Ctenodactylus gundi (Rodentia Ctenodactylidae)

Studied are reproductive features of *C. gundi.* Animals were observed both in their desert habitat and reared in laboratory. Females have litters in february-march and in may. But in captivity they exhibited a periodicity of vaginal opening all over the year. The vaginal closure membrane took place for 24,7 days and then disappeared for 7,4 days. There was evidence of a pre-partum oestrus and emission of copulatory plugs. The gestation period was 69–79 days long and litter-size varied from 1 (39 %) to 2 youngs (55,5 %), rarely 3 (5,5 %). At birth the sex-ratio was of 59 % males and 41 % females. Their weight varied from 18 to 40 g (N = 15). Sexual behaviour and parturition were described. Retrieving behaviour was observed, mainly in the few hours after birth. A comparison with Hystricomorph rodents and the adaptation of the behaviour to the habitat are discussed.

Introduction

C. gundi, Rothman, est un rongeur diurne de la famille des Ctenodactylidae. Il vit en petites colonies composées d'une majorité de femelles, dans les faciès rocheux du Maghreb sub-désertique. C'est un animal sédentaire et très social dont les jeunes sont des nidifuges typiques (George 1974; Seguignes 1979, 1983; Gouat 1982, 1983, 1984).

On sait d'après George (1978) que les femelles possèdent une membrane vaginale qui se rompt périodiquement; cela est d'ailleurs le cas de beaucoup de rongeurs et tout particulièrement des Hystricomorphes (Weir 1974).

A l'issue d'observations menées en captivité sur deux femelles adultes appariées alternativement avec un jeune mâle, George a pu déterminer que la longueur moyenne du cycle oestrien est de 28,7 jours (21–34) et que l'année est marquée par une grande période d'anoestrus de septembre à janvier. On ne sait rien sur la durée de gestation de cette espèce ni sur la mise bas, aucune reproduction n'ayant pu être obtenue en élevage. De même, on ignore tout des comportements sexuels.

Notre but et ici de préciser certains points de la reproduction de *C. gundi,* regroupés selon trois axes principaux:

- les caractéristiques de la vie sexuelle des femelles (époque des oestrus, durée de la gestation . . .)
- les caractéristiques de la progéniture et de son développement (sex-ratio, évolution pondérale, durée de l'allaitement . . .)
- les comportements liés à la reproduction (comportements sexuels, parturition).

Ce travail est basé d'une part sur des observations de colonies en liberté dans leur millieu naturel, d'autre part sur l'étude de groupes captifs et de leur descendance.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5005-0285 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 285–293

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Materiel et methodes

Les animaux adultes étudiés en laboratoire on été capturés dans les Aurès (Algérie) en mai 1982 puis mis en élevage. Un groupe de 1 mâle et 3 femelles a été installé dans une enceinte de 2 m. × 2,25 m, haute de 2 m, et contenant deux abris (Fig. 1). Des vitres à surface réfléchissante permettent à l'observateur de suivre les animaux où qu'ils se trouvent sans les perturber. 2 couples ont été hébergés chacun dans une cage de bois, à toit et porte grillagés de 70 x 46 x 46 cm, comportant un abri (Fig. 2). 1

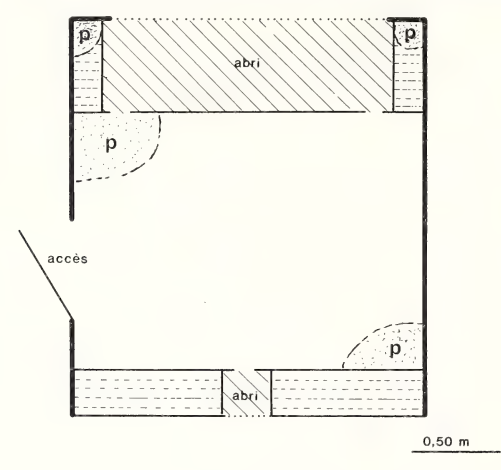


Fig. 1. Plan de la grande enceinte ayant hébergé de 4 a 18 animaux. (P: bain de poussière)

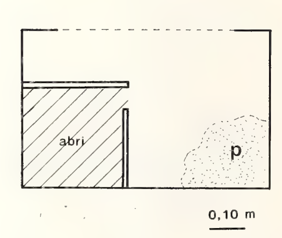


Fig. 2. Plan d'une petite cage pour 1 à 3 animaux

mâle a occupé seul une troisième cage de ce type et a servi à des observations comportementales ponctuelles lors de rencontres mâle-femelle.

Les jeunes nés en captivité sont laissés dans leur groupe d'origine pendant toute la durée de l'étude. Il n'y a donc pas de sevrage artificiel. En 1983, c'est-à-dire l'année suivant la capture des géniteurs, on a enregistré en tout 13 naissances : 3 mâles dans les petits cages, 6 mâles et 4 femelles dans la grande enceinte où 3 d'entre eux sont morts précocement. Des informations complémentaires on été utilisées concernant les jeunes nés en 1984 : 7 mâles et 7 femelles, tous provenant de la grande enceinte.

Toutes les cages sont équipées de 1 ou plusieurs bacs à poussière où les animaux peuvent se rouler. La nourriture est distribuée chaque matin et consiste en végétaux frais et pain sec. L'hygrométrie est maintenue à 25–30 %.

Pendant la première année d'élevage, où s'est effectué l'essentiel des observations, les animaux sont soumis à un éclairage d' "hiver" de novembre à mai (10 h 30 de lumière par 24 h.) puis à un éclairage d'"été" (13 h 30 de lumière). Ce dernier sera maintenu toute l'année par la suite. On utilise des tubes au néon de type "lumière du jour", des lampes á vapeur de mercure (100/250 W.) et des lampes à infra-rouges (100/150 W.). L'éclairage et l'extinction des différentes lampes se fait progressivement, assurant une période de transition d'environ trois quarts d'heure. La température oscille quotidiennement entre 20 et 30 °C, le maximum étant atteint vers le milieu du jour.

Les animaux en élevage sont pesés régulièrement, tous les jours ou tous les deux jours. En même temps, on examine l'état du vagin des femelles.

Les renseignements sur le comportement reproducteur émanent de plusieurs types d'observation:
- une étude longitudinale de l'ensemble des comportements menée sur le groupe de la grande enceinte. De là proviennent les données sur les comportements sexuels (montes et parades) et les comportements de soin aux nouveau-nés.
- des expériences ponctuelles mettant en présence une femelle plus ou moins réceptive et un mâle étranger. Ceci permet notamment de préciser les préliminaires et les caractéristiques de l'accouplement.
- chaque fois que cela est possible le déroulement d'une mise bas est noté avec soin ou enregistré au magnétoscope.
- enfin, nous avons effectué pendant une année entière des observations comportementales sur deux colonies de *C. gundi* habitant le massif des Aurès (Djemina et col de Ferkous). Ces données seront utilisées le plus possible comme référence afin de s'assurer de la validité des informations obtenues en laboratoire.

Resultats

Caractéristiques du cycle oestrien et de la gestation

Ouverture et fermeture vaginales

En captivité, cette alternance se poursuit toute l'année. Cela n'est pas le cas de la reproduction proprement dite qui est saisonnière.

En moyenne, le vagin reste ouvert 7,4 ± 4,9 jours (2–11, N = 12). Mais, lorsque l'on considère seulement les périodes pendant lesquelles se produisent des accouplements féconds, alors la moyenne passe à 9,2 + 1,9 (8–11 jours, N = 5). Dans ce cas l'accouplement a lieu entre le troisième et le sixième jour d'ouverture (moyenne 4,6).

L'âge où se rompt pour la première fois la membrane vaginale semble assez précoce. Le vagin d'une femelle née le 11.03.83 s'est trouvé ouvert le 25.05, soit à l'âge de 75 jours. Cette première perforation n'a duré que 3 jours. La suivante s'est produite 26 jours plus tard et a duré 7 ou 8 jours.

Lorsque la femelle n'est pas gestante, le vagin reste obturé de 12 à 36 jours (24,7 ± 16,1, N = 6).

La membrane disparaît aux approches de la parturition puis se reconstitue 6 ou 7 jours après. Elle se rompt à nouveau 39 à 50 jours plus tard (43,8 ± 8,8, N = 4).

Toutes les périodes d'ouverture vaginale ne correspondent pas à une copulation; même s'il y a copulation celle-ci n'est pas toujours féconde.

Epoque de la reproduction

Sur le terrain nous avons pu observer des jeunes téter de fin février à fin juin. En mai-juin, on voit généralement de très jeunes animaux tétant leur mère et des juvéniles qu'il est parfois difficile de distinguer des adultes. Cela laisse supposer que les mises bas ont lieu en deux vagues successives : la première de fin février à fin mars, la deuxième en mai.

Au laboratoire nous avons également obtenu deux séries de mises bas : fin février – mars et deuxième moitié de mai au cours de la première année d'élevage. Ceci est donc conforme à ce qui se produit dans la nature. Mais, pendant la deuxième année, les mises bas ont été plus étalées dans le temps : deuxième moitié de novembre, février-mars et mai.

Certaines femelles ont eu deux portées successives, d'autres une seule, d'autres aucune.

La plus jeune femelle (née en captivité) dont nous ayions étudié la reproduction a mis bas à l'âge de 8 mois. Elle a eu deux portées cette année-là. Etant donné que les femelles munies de progéniture observées en liberté ont toujours une taille adulte, il est raisonnable de supposer qu'une femelle née au printemps ne se reproduira pas avant le printemps suivant.

Existence d'un bouchon de copulation

Nous avons retrouvé à trois reprises un bouchon copulatoire (Fig. 3) dans les cages hébergeant un couple on bien le groupe de 4 adultes. Il s'agit d'un amas de sperme solidifié dans le vagin de la femelle, et qui est expulsé spontanément au bout de quelque temps. Ces bouchons mesurent environ 1,7 cm pour 5 mm de largeur maximale. A chaque fois, la découverte du bouchon a coïncidé avec le début d'une gestation.

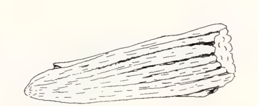


Fig. 3. Bouchon de copulation

Oestrus pré-partum

Une même femelle peut mettre bas deux fois dans la saison sans aucun intervalle entre les deux gestations. Or, contrairement à notre attente, nous n'avons jamais observé d'oestrus

post-partum pouvant expliquer une telle succession. Par contre, on peut constater que pendant les quelques jours qui précèdent une parturition (1 semaine au plus) le mâle est très actif et effectue souvent des parades ou des tentatives de monte sur la femelle gestante. De plus nous avons assisté en deux occasions à des copulations concernant des femelles à la veille de mettre bas. Il est curieux de noter que les bouchons de copulation ont toujours été recueillis à l'origine de la première gestation de la saison, et jamais de la deuxième.

Durée de la gestation

Le début de la gestation est déterminé grâce à l'émission d'un bouchon copulatoire ou bien d'après les traces de sperme relevées sur le pourtour du vagin. Ceci lorsqu'il s'agit de la première gestation de la saison. Dans ce cas, elle dure en moyenne 73,2 jours ± 6,6 (70–79, N = 5).

S'il s'agit de la deuxième gestation, on note simplement l'intervalle entre les deux parturitions d'une même femelle. Il est de 69 ou 70 jours (69,7 ± 0,9; N = 3), ce qui est inférieur au chiffre précédemment obtenu (p = 0,036; Mann-Whitney U Test).

Courbes pondérales des femelles gestantes (N = 8)

Les femelles étudiées pesaient en début de gestation de 212 à 342 g. L'augmentation de poids débute en règle générale une vingtaine de jours après la fécondation. Puis elle est régulière et le poids atteint son maximum juste avant la mise bas. Les femelles pèsent alors de 302 à 455 g. L'augmentation représente en moyenne 35,6 % ± 20,3 (19,4 – 53,7 %) du poids de départ (lors de la fécondation).

Au moment de la parturition, la perte représente 14,2 % ± 6,7 (9,9 – 19,3 %) du poids maximal. La femelle ne revient donc pas à son poids du début de gestation.

Si le pourcentage d'accroissement pondéral ne présente aucune relation avec le nombre de foetus, par contre l'amaigrissement enregistré à la mise bas est plus important dans le cas de naissances gémellaires (p = 0,018; Mann-Whitney U Test).

Les jeunes

Nombre de jeunes par portée

Sur un total de 17 portées, 6 comprenaient un petit, 10 étaient composées de jumeaux, 1 de 3 individus, ce qui fait donc respectivement une proportion de 39, 55,5 et 5,5 %. Nous avons pu observer sur le terrain un groupe de 3 jeunes de même taille tétant la même femelle. Il apparaît donc que les portées de 3 sont possibles bien que beaucoup plus rares que les autres. C'est d'ailleurs ce que mentionne Seguignes (1979) concernant les goundis de Tunisie.

Sex-Ratio à la naissance

Sur 27 jeunes nés en captivité, il y eut 16 mâles et 11 femelles. On a donc 59,25 % de mâles contre seulement 40,75 % de femelles.

Poids de naissance

Un nouveau-né pèse en moyenne 29,9 ± 11,9 g (18 – 40; N = 15). Nous n'avons pu mettre en évidence aucune différence significative entre les mâles et les femelles, non plus qu'entre les jumeaux et les enfants uniques.

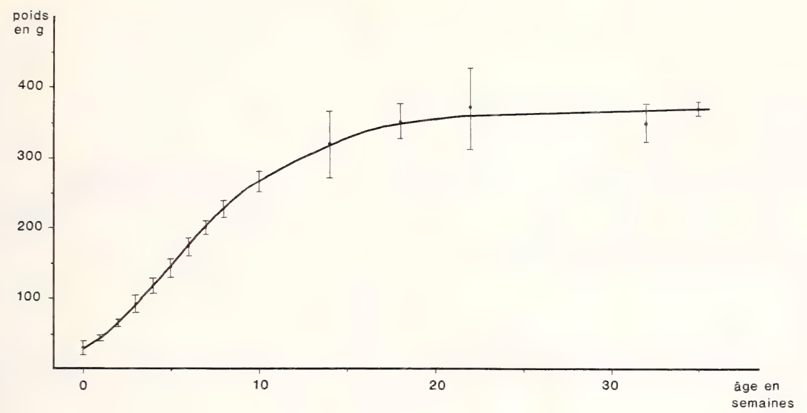


Fig. 4. Accroissement pondéral moyen et écart type des jeunes goundis. (N = 20)

Evolution pondérale (Fig. 4; N = 20)

Le gain de poids est rapide et presque régulier jusque vers l'âge de 70–90 jours où est atteint un poids comparable à celui des adultes (200–350 g). A partir de là s'amorce un plateau, parfois assez irrégulier.

Allaitement et sevrage

Dans les conditions de laboratoire, les jeunes tètent jusqu'à l'âge de 3 à 6 semaines, bien qu'ils commencent à grignoter des aliments solides quelques jours après leur naissance.

Nous avons toujours vu les jeunes téter leur mère exclusivement, bien qu'ils aient souvent à leur disposition d'autres femelles allaitantes. Il n'y a apparemment aucune compétition entre jumeaux pour la prise d'une tétine. Les femelles possèdent quatre mamelles fonctionnelles, pectorales et thoraciques, que les jeunes peuvent facilement atteindre car elles occupent une position étrangement haute.

Comportement reproducteur

Les comportements sexuels

Des comportements sexuels ont été observés en laboratoire, soit au sein d'un groupe depuis longtemps constitué, soit lors de rencontres ponctuelles entre une femelle proche de l'oestrus et un mâle inconnu. Des copulations ont été observées sur le terrain, à Djemina (Aurès) en une seule occasion (le 23.12.1983).

Le mâle possède des comportements beaucoup plus typés que la femelle. Le plus souvent, c'est lui qui effectue les approches, bien qu'une femelle réceptive puisse aussi aller à la rencontre du mâle. Ce dernier entame une parade. Pour cela, il marche à pas comptés, tête légèrement baissée, souvent non loin de la femelle ou même à son contact direct. Ce comportement s'accompagne de l'émission du trille sexuel (Fig. 5) peu sonore (Gouat, Coulon et Gouat 1985, sous presse). Ces parades sont parfois intercalées avec des flairages génitaux sur la femelle.

Si elle n'est pas réceptive, elle fuit ou se dérobe avant qu'il n'y ait intromission. Dans le cas contraire, le mâle effectue quelques poussées pelviennes profondes et, après éjaculation, reste sur sa partenaire 20 ou 30 secondes. Puis les deux animaux se séparent et se lèchent la région génitale.

Sur le terrain nous avons vu le même mâle éjaculer ainsi à 4 ou 5 reprises en l'espace de $^3/_4$ d'heure environ.

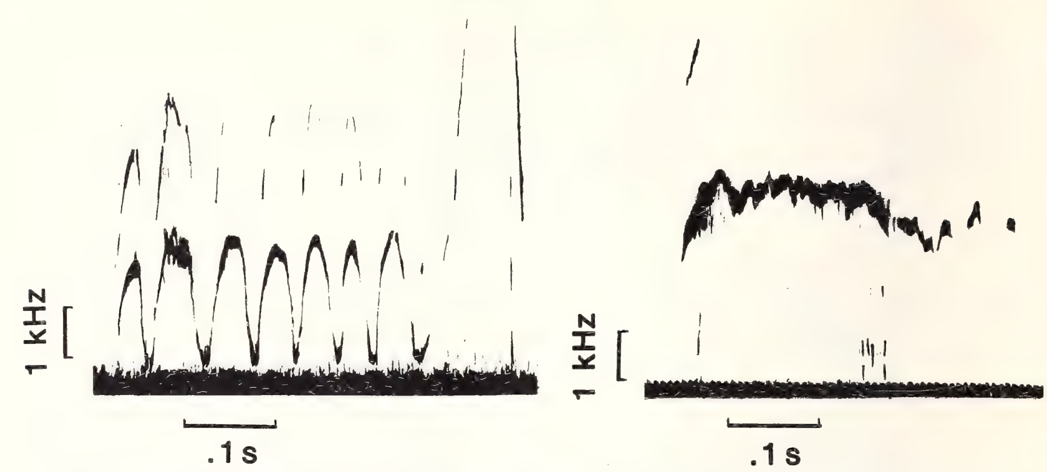


Fig. 5 (gauche). Sonagramme d'un trille sexuel enregistré chez un mâle adulte. Le trille est suivi d'un pulse ultrasonique régulier. – *Fig. 6 (droit).* Cri émis au cours de la mise bas (femelle adulte). Même échelle que pour la figure 5

Parturition

Les mises bas semblent se produire plus volontiers dans la matinée : sur 6 mises bas dont l'heure est connue, 4 ont lieu entre 5 h et 10 h 30, les 2 autres à 14 h et 14 h 30.

Les parturitions se font sous abri et sans aménagement d'aucune sorte. La mère expulse le jeune en un temps variable (10–40 minutes) qui correspond au moins à une trentaine de contractions. Celles-ci apparaissent généralement par séries de 5 ou 6 se succèdant toutes les 2 à 6 secondes. Ces séries sont séparées par des intervalles de 3 minutes environ où la femelle se repose, explore, se toilette . . . La contraction est souvent accompagnée de l'émission d'un long cri aigu (Fig. 6).

La mère dévore le placenta qui mesure environ 13 mm de diamètre.

Dès que le jeune a été expulsé, sa mère le lèche abondamment, aidée en cela par les autres femelles présentes. Le jeune cherche à s'enfouir sous sa mère mais aussi sous n'importe quel autre animal, quels que soient son sexe et son âge. D'une manière générale, les congénères, surtout les femelles, semblent très attirés par les nouveau-nés, et aucun individu ne fait montre d'agressivité envers eux.

Dans les heures qui suivent la naissance, la mère peut transporter le jeune en le saisissant par la peau du dos avec ses dents. Nous avons observé ce comportement une seule fois en liberté. En cette occasion, il nous a été impossible de connaître très précisément l'âge des jeunes, mais en laboratoire, ce transport a toujours lieu dans les trois jours post-partum, et le plus fréquemment dans les 24 h suivant la naissance. Il est le plus souvent effectué par la mère mais parfois aussi par d'autres femelles adultes. Le jeune peut être transporté ainsi sur plusieurs mètres – pour être ramené sous abri par exemple – ou bien simplement sur quelques centimètres. Dans ce cas la femelle n'effectue pas toutjours un vrai déplacement mais peut se contenter d'avancer la tête pour saisir le jeune et le reposer plus près d'elle.

Discussion

L'obtention d'une reproduction de *Ctenodactylus gundi* en laboratoire a permis d'approfondir des connaissances jusque là bien parcellaires, tant sur les caractéristiques de la vie sexuelle des femelles que sur les premiers stades de développement des jeunes.

W. George (1978) qualifie les Ctenodactylidés en général de reproducteurs opportu-

nistes ("opportunist breeders") qui se reproduisent dès que les conditions extérieures, habituellement très contraignantes, le permettent. Notre étude confirme en partie cette opinion.

Nous avons vu que *C. gundi* a une reproduction saisonnière. Les animaux habitant la Tunisie mettent bas de janvier à mars (George 1978) et ceux des Aurès de fin février à fin mai. Mais, chez nos animaux captifs, une dérive temporelle de la période de reproduction est constatée dès la deuxième année d'élevage, chose courante chez les espèces désertiques (Conaway 1971).

On peut donc supposer que l'époque de la reproduction est, dans un certaine mesure, modulée par les caractéristiques de milieu.

Contrairement à ce qu'observe George (1978) en laboratoire, nos femelles en captivité ne présentent pas une longue période annuelle de fermeture vaginale. Les cycles se poursuivent apparemment toute l'année sauf lorsque la femelle est gestante. Là aussi, cette disparité des résultats peut s'expliquer par la provenance géographique des animaux étudiés (Algérie/Tunisie) et/ou par les conditions différentes de la captivité.

George (1978) note que le vagin reste clos 23,6 jours en moyenne, chiffre comparable à celui obtenu ici (24,7), et qu'il reste ouvert 4,7 jours. Sur ce dernier point, nos résultats sont assez nettement différents : la moyenne de 7,4 jours est obtenue à partir de chiffres très variés (2 à 11 jours). A notre sens, cette dispersion est liée au moins en partie à la variabilité interindividuelle de l'état physiologique de nos femelles. En effet, celles-ci étaient d'âges divers (adultes et juvéniles), et nous avons pris en compte toutes les périodes d'ouverture vaginale, qu'elles soient suivies ou non de gestation. Or, on a vu que les périodes d'ouverture vaginale correspondant à des accouplements féconds durent plus longtemps que les autres (9,2 jours en moyenne). Sachant que le travail de George est effectué à partir de seulement 2 femelles adultes, et qui, de plus, n'ont jamais été gestantes, il n'est guère étonnant que nos résultats respectifs soient en discordance.

L'existence d'un bouchon copulatoire, par ailleurs courant chez les rongeurs Hystricomorphes (Weir 1974) n'avait encore jamais été mentionnée chez un Cténodactylidé.

Il en est de même de l'oestrus pré-partum, prélude à la deuxième gestation de la saison. Apparemment, celui-ci est à rapprocher du mécanisme de super-foetation décrit chez la hase (Martinet et Raynaud 1972; Martinet 1980). Le modèle proposé par ces auteurs peut s'appliquer au cas du goundi : la première copulation permettrait non seulement la fécondation mais aussi le stockage des spermatozoïdes dans les voies génitales de la femelle. Peu avant la première mise bas, une nouvelle copulation provoquerait la ponte de l'ovule, fécondé alors par les spermatozoïdes précédemment mis en réserve. Démarre alors la deuxième grossesse, avant même que la première ne soit arrivée à terme. Cela expliquerait que la durée de gestation calculée à partir de l'émission du bouchon de copulation ou de l'accouplement soit plus longue que l'intervalle de temps séparant deux mises bas successives (73,2 jours contre 69,7). Les auteurs précités pensent qu'il faudrait un troisième accouplement, post-partum celui-là, pour regarnir la réserve de spermatozoïdes, et donc pour qu'il puisse y avoir par la suite une troisiéme gestation. Celle-ci n'existe ni chez le lièvre, ni chez le goundi. Chez ce dernier cependant, on observe une troisième copulation, prépartum, qui apparemment ne sert à rien (Fig. 7). Cela nous amène à envisager d'autres mécanismes. On peut supposer que ce n'est pas la copulation qui induit l'oestrus, ainsi que cela se passe chez certains rongeurs (Davidson 1977), mais plutôt l'inverse (Adler 1979). La ponte ovulaire rendrait la femelle sexuellement plus attractive et la copulation en serait donc la conséquence. Dans ce cas, on doit supposer que le mâle n'est fertile que pendant une durée assez brève, en début de la période de reproduction, alors que les femelles peuvent éventuellement continuer d'ovuler assez fréquemment. Dans le sens de cette thèse, rappelons que les bouchons copulatoires ont toujours été recueillis lors du premier accouplement de la saison, comme si le sperme avait alors des propriétés particulières qu'il n'a plus par la suite.

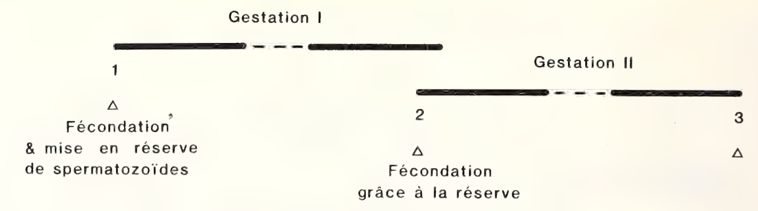


Fig. 7. Modèle résumant la reproduction du goundi

Cependant le nombre réduit d'observations en la matière (3 bouchons retrouvés) appelle à la plus grande prudence à cet égard. On peut alors imaginer que la femelle présente, peu avant la deuxième mise bas, un état d'oestrus anovulatoire qui suffit à expliquer l'attirance des mâles et l'absence d'une troisième gestation. Il est probable que là aussi, les conditions extérieures peuvent moduler fortement ces phénomènes.

Certaines caractéristiques de la reproduction des Hystricomorphes (WEIR 1974) sont applicables à *C. gundi* : la gestation est très longue (73,2 jours) pour un rongeur de cette taille et la femelle met bas sous abri mais sans construire aucun nid. Les nouveau-nés présentent un état de maturité avancé qui se poursuit par un développement pondéral rapide; à 70–90 jours, il est difficile de différencier un jeune d'un adulte.

Le comportement de transport de jeunes paraît à première vue assez inutile concernant des animaux aussi typiquement nidifuges. Il est vrai qu'il est peu fréquent et, de toute façon, très éphémère puisqu'il n'apparait que sur des jeunes de quelques heures. En fait, si l'on considère le mode de vie du goundi en liberté, ce comportement cesse de sembler superflu.

Les colonies sont généralement très sédentaires et l'observation montre que les très jeunes animaux ne s'éloignent pas de l'abri de plus de quelques mètres. Cependant, il arrive que le groupe change d'abri principal. Dans ce cas, tous les individus sont appelés à parcourir d'assez grandes distances, de l'ordre de 50 à 100 m, en plein jour et souvent en terrain découvert. Les jeunes, inexpérimentés et peu rapides, laissés à leurs propres moyens, se trouveraient alors bien exposés à des prédateurs éventuels.

C'est d'ailleurs à l'occasion du transfert d'un abri à un autre que nous avons pu observer le transport des jeunes en milieu naturel.

Le sex-ratio à la naissance apparaît très déséquilibré avec un maximum de mâles (59 % dans notre cas). Or, dans la nature, on rencontre essentiellement des colonies formées de plusieurs femelles et de 1 ou parfois 2 mâles adultes (SEGUIGNES 1979). Le même auteur mentionne que les jeunes se dispersent à la fin du printemps. On peut dès lors penser que la dispersion concerne essentiellement des mâles, qui erratiques seront plus aisément la proie des prédateurs, ou bien que la dispersion intéresse tous les jeunes, comme c'est le cas chez les marmottes (DOWNHOWER et ARMITAGE 1981), mais que les femelles trouveront plus facilement à s'intégrer à une autre colonie.

Remerciements

Ce travail doit beaucoup au Dr. J. COULON et à P. GOUAT auxquels nous exprimons tous nos remerciements.

Résumé

Les caractéristiques de la reproduction de *C. gundi* sont étudiées. Les données sont obtenues à partir d'animaux en liberté et d'un élevage en laboratoire. Les femelles mettent bas en février-mars et en mai. Mais, en captivité, elles montrent une alternance d'ouverture et de fermeture vaginales toute l'année. Le vagin reste clos en moyenne 24,7 jours puis s'ouvre pendant 7,4 jours. Il existe un oestrus pré-partum et les femelles rejettent parfois un bouchon copulatoire. La gestation dure 69–79 jours. Les portées sont composées de 1 (39 %), 2 (55,5 %) ou 3 jeunes (5,5 %). Il nait davantage de mâles (59 %)

que de femelles (41 %). Le poids à la naissance est de 18 à 40 g (N = 15). Le comportement sexuel et la mise bas sont décrits. On observe parfois un comportement de transport des jeunes, le plus souvent limité aux quelques heures qui suivent la naissance. L'existence d'une ressemblance avec les rongeurs Hystricomorphes et l'adaptation des comportements au milieu sont discutées.

Zusammenfassung

Über die Fortpflanzung von Ctenodactylus gundi (Rodentia: Ctenodactylidae)

Die Fortpflanzung von *Ctenodactylus gundi* wurde durch Beobachtungen im Freiland und im Laboratorium untersucht. Die Weibchen werfen im Februar – März und im Mai. Ihre Vagina öffnet und schließt sich periodisch über das ganze Jahr. Eine Verschlußphase dauert im Mittel 24,7 Tage, eine Öffnungsphase 7,4 Tage. Die Weibchen erfahren einen Präpartum-Östrus. In einigen Fällen stießen sie einen Vaginalpfropf aus. Die Tragzeit dauert 69 bis 79 Tage. 17 Würfe im Laboratorium enthielten 6mal 1, 10mal 2 und 1mal 3 Junge. Die Neugeborenen wiegen 18 bis 40 g (n = 15). Das Sexualverhalten wird beschrieben. Jungentransport wurde einige Male wenige Stunden nach der Geburt beobachtet. Ähnlichkeiten in der Fortpflanzung mit Vertretern der Hystricomorpha und die Bedeutung als Anpassung an den besonderen Lebensraum werden diskutiert.

Bibliographie

Adler, N. T. (1979): On the Physiological Organisation of Social Behavior-Sex and Aggression. In: Handbook of Behavioral Neurobiology. Vol. 3 : Behavior and Communication. Ed. by P. Marler, J. G. Vandenbergh. New York and London: Plenum Press. 29–71.

Conaway, C. H. (1971): Ecological Adaptation and Mammalian Reproduction. Biology of Reproduction **4**, 239–247.

Davidson, J. M. (1977): Reproductive Behavior in a Neuroendocrine Perspective. In: Reproductive Behavior and Evolution. Ed. by J. S. Rosenblatt, B. P. Komisaruk.

Downhower, J. F.; Armitage, K. B. (1981): Dispersal of yearling yellow-bellied Marmots (*Marmota flaviventris*). An Behav. **29**, 1064–1069.

George, W. (1974): Notes on the Ecology of gundis (F. Ctenodactylidae). Symp. Zool. Soc. Lond. **34**, 143–160.

George, W. (1978): Reproduction in female gundis (Rodentia : Ctenodactylidae). J. Zool. Lond. **185**, 57–71.

Gouat, J.; Gouat, P. (1984): Répartition et habitat du genre *Ctenodactylus* en Algérie. Mammalia **48**, 227–238.

Gouat, J.; Coulon, J; Gouat, P. (1985): Les émissions sonores de *Ctenodactylus gundi* (Rothman) et leur signification comportementale. Behavioural Processe (sous presse).

Gouat, P.; Gouat, J. (1982): La répartition du goundi *Ctenodactylus gundi* (Rothman 1776) dans le massif de l'Aurès (Algérie). C. R. Acad. Sci. Paris, III, **294**, 501–503.

Gouat, P.; Gouat, J. (1983): L'habitat du goundi (*Ctenodactylus gundi*) dans le massif de l'Aurès (Algérie). Mammalia **47**, 507–518.

Martinet, F.; Raynaud, F. (1972): Mécanisme possible de la superfoetation chez la Hase. C. R. Acad. Sci. Paris. **274**, 2683–2686.

Martinet, L. (1980): Oestrous behaviour, follicular growth and ovulation during pregnancy in the hare (*Lepus europaeus*). J. Reprod. Fert. **59**, 441–445.

Seguignes, M. (1979): Biologie de *Ctenodactylus gundi*, rongeur rupicole en Tunisie. Thèse de spécialité. Univ. Sci. Techn. du Languedoc. Montpellier (France).

Seguignes, M. (1983): Approche des facteurs bioclimatiques qui régissent la distribution de *Ctenodactylus gundi* en Tunisie. Mammalia **47**, 493–506.

Weir, B. J. (1974): Reproductive Characteristics of Hystricomorph rodents. Symp. Zool. Soc. Lond. **34**, 265–301.

Adresse de l'auteur: Janine Gouat, Laboratoire d'Ethologie Expérimentale, Université Claude Bernard, 86, rue Pasteur, F-69007 Lyon

Haben „Primitivhunde" eine geringere Hirnschädelkapazität als heutige Rassehunde?

Von H. Reichstein

Eingang des Ms. 18. 4. 1985

Abstract

Have "primitive dogs" a smaller braincase-capacity than modern races of dogs?

Studied was the relationship between the capacity of the braincase and the basallength of the skulls in modern dog races (Poodle, German shepherd dog), in prehistoric dogs of middle Europe and in so-called primitive dogs (Hallstromdog, Battakdog) by regression calculation. There were no significant differences between the prehistoric dogs (Feddersen Wierde, Haithabu, Schleswig) and the modern ones in the relative braincase capacity. Both samples follow the allometric equation $\log y = 0{,}29 \cdot \log x + \log 10{,}05$. On the other hand the neolithic "Torfspitz" of the Switzerland and the primitive dogs of Neuguinea (Hallstromdog) and Sumatra (Battakdog) exhibit a smaller relative braincase than modern dogs. The causes of these differences were discussed.

Einleitung

Nach Untersuchungen von Lüps und Huber (1971) besitzen nicht nur die Battakhunde Sumatras und die Parias des Orients – also rezente „Primitivhunde" (Haltenorth 1958; Schneider-Leyer 1960) –, sondern auch die sogenannten Torfspitze Schweizer neolithischer Pfahlbaudörfer eine im Vergleich mit modernen „Kulturrassen" relativ geringe Hirnschädelkapazität. Eine Begründung für diesen Befund vermögen Lüps und Huber vorerst nicht beizubringen, zumal von den modernen Hunderassen auch die Chow Chows durch ein relativ geringes Hirnschädelvolumen gekennzeichnet sind. Eine mir vorliegende Serie vor- und frühgeschichtlicher Hundeschädel aus Norddeutschland bot Gelegenheit zu prüfen, wie sich die Verhältnisse bei Haushunden darstellen, die vor etwa 1000–2000 Jahren in Mitteleuropa gelebt haben, in einem Gebiet und zu einer Zeit also, da von Rassezucht mit Sicherheit noch nicht gesprochen werden kann. Entspricht die relative Hirnschädelkapazität dieser Tiere derjenigen rezenter Rassehunde oder ist sie jener vergleichbar, die nach Lüps und Huber rezente und neolithische „Primitivhunde" aufweisen? In Erwägung zu ziehen ist schließlich auch die Möglichkeit des Vorkommens relativ großer Hirnschädelkapazitäten bei vorgeschichtlichen Haushunden, nimmt doch bekanntlich die absolute und relative Hirngröße im Verlaufe der Domestikation ab (Klatt 1912; Röhrs 1959; Stockhaus 1965; Herre und Röhrs 1973), beim Übergang vom Wolf zum Haushund um durchschnittlich 26 % (Röhrs und Ebinger 1978). Innerhalb welcher Zeiträume dies geschieht, ist nicht bekannt. Nach Kruska (1980) können regressive Hirnentwicklungen in kurzen Zeiträumen ablaufen.

Material und Methode

Die folgenden Ausführungen fußen auf gut erhaltenen Hundeschädeln, die bei Siedlungsgrabungen in Norddeutschland freigelegt wurden. Im einzelnen standen mir zur Verfügung: 1. 24 Schädel eines römerzeitlichen Dorfes an der Nordseeküste nördlich von Bremerhaven (Feddersen Wierde, 1.–5. Jh.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5005-0294 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 294–301

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

n. Chr., s. dazu Reichstein 1973; Heinrich 1974), 2. 14 Schädel aus Haithabu, einem frühmittelalterlichen Handelsplatz an der schleswig-holsteinischen Landenge (9.–11. Jh. n. Chr., s. dazu Wendt 1978; Schietzel 1981) und 3. schließlich 11 Schädel aus hochmittelalterlichen Siedlungsschichten in Schleswig (11.–14. Jh. n. Chr., s. dazu Vogel 1983; Spahn 1985). In die Untersuchungen einbezogen wurde auch ein Vertreter rezenter „Primitivhunde", der aus Neuguinea stammende, als verwilderter Haushund angesehene „Hallstromhund" (Schultz 1969), der über längere Zeit im Institut für Haustierkunde in Kiel gehalten und gezüchtet wurde. Berücksichtigung fanden auch die bei Lüps und Huber (1971) schon erwähnten Battakhunde Sumatras und die neolithischen Torfspitze der Schweiz. Die in genannter Arbeit nicht veröffentlichten Meßwerte für diese Schädel machte mir Dr. P. Lüps, Bern, zugänglich, wofür ihm an dieser Stelle gedankt sei. Als Vergleichsbasis zwecks Prüfung auf Unterschiede in der relativen Hirnschädelkapazität zwischen den sogenannten „Primitivhunden" und modernen „Kulturrassen" dienten Pudel und Schäferhunde, die die Größenvariabilität vor- und frühgeschichtlicher Haushunde gut abdecken. Hier wurde auf nicht veröffentlichte, einer Dissertation zugrunde liegende Originaldaten zurückgegriffen (Stockhaus 1965).

Zur Erfassung und Beurteilung von relativen Hirngrößenveränderungen bzw. -unterschieden bedient man sich in der Regel der Beziehung Hirngewicht/Körpergewicht (Röhrs 1959; Herre und Röhrs 1973; Kruska 1980 u. a.). Ist ein Zugriff auf Hirn- und/oder Körpergewichte nicht möglich (z. B. bei prähistorischen Materialien), können Erörterungen über relative Hirngrößen auf der Grundlage der Beziehung Hirnschädelkapazität/Basallänge durchgeführt werden (Gorgas 1966; Röhrs und Ebinger 1978). Hierbei gilt es zu bedenken, daß zwischen der Hirngröße und der Schädellänge keine lineare Beziehung besteht, da große Schädel relativ kleinere Gehirn besitzen als kleine Schädel der gleichen Verwandtschaftsgruppe (Rensch 1954; Röhrs 1959). Es liegen allometrisch verlaufende Proportionsveränderungen vor, die sich durch die Allometrieformel $y = b \cdot x^a$ mathematisch fassen lassen. In logarithmierter Form erhält man daraus die Gleichung einer Geraden: $\log y = a \cdot \log x + \log b$. Hierin bedeuten y = Hirnschädelkapazität (HSK), x = Basallänge (BL), a = Anstieg der Ellipsenhauptachse (Allometriegerade), b = Integrationskonstante. Wege zur Berechnung der Ellipsenhauptachse und Prüfung möglicher Unterschiede auf Signifikanz finden sich in der einschlägigen Literatur (Bohlken 1962; Rempe 1962, 1970; Röhrs und Ebinger 1978 u. a.). Die Signifikanzschwellen für F bei einer Irrtumswahrscheinlichkeit von P = 0,05 wurden den wissenschaftlichen Tabellen von Documenta Geigy (1960) entnommen.

Die Ermittlung der Hirnschädelkapazität erfolgte mit Hilfe von 2,5 bis 4 mm großen Schrotkugeln in der allgemein üblichen Weise (Verschließen der Schädelöffnungen, Auffüllen des Cavum cranii mit Schrot, anschließende Bestimmung des Volumens in einem 250 ccm fassenden Meßzylinder). Die Basallänge wurde mit einer Schublehre gemessen. Die an den Schädeln der prähistorischen Hunde von der Feddersen Wierde und der Hallstromhunde gewonnenen Meßwerte (Originaldaten) sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Diese Tabelle enthält auch die Meßwerte für die Battakhunde und die Torfspitze (nach Angaben von Lüps), für die Pudel und Schäferhunde (nach Angaben von Stockhaus) und für die frühgeschichtlichen Hunde aus Haithabu (nach Angaben von Wendt 1978) und Schleswig (nach Angaben von Spahn 1985). Die Berechnungen der Allometriegeraden und der Streuungsellipsen erfolgte mittels eines programmierbaren Tischcomputers (Monroe 1860). Den graphischen Darstellungen liegen Zeichnungen zugrunde, die ein an den Tischcomputer angeschlossener Plotter fertigte. Die meßtechnischen, variationsstatistischen und graphischen Arbeiten führte Frl. R. Lücht durch, wofür ihr an dieser Stelle Dank abzustatten ist.

Ergebnisse

Die vor- und frühgeschichtlichen Haushunde

Wie aus Abb. 1 ersichtlich ist, liegen die Wertepaare für die Beziehung $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$/Basallänge der vorgeschichtlichen Haushunde von der Feddersen Wierde und der frühgeschichtlichen aus Haithabu und Schleswig fast durchweg innerhalb der 95-%-Streuungsellipse rezenter Haushunde (Pudel und Schäferhunde). Unterschiede in der relativen Hirnschädelkapazität, wie sie Lüps und Huber (1971) zwischen den prähistorischen Torfspitzen und rezenten Haushunden gefunden haben, bestehen zwischen den beiden hier verglichenen „Stichproben" also nicht. Zwar hat die (nicht dargestellte) Allometriegerade für die vor- und frühgeschichtlichen Schädel einen geringfügig steileren Anstieg ($a_{prä} = 0{,}32$ gegenüber $a_{rez} = 0{,}26$), die Unterschiede halten einer Signifikanzprüfung allerdings nicht stand ($F_1 = 1{,}38$; $F_2 = 2{,}14$). Beide Häufigkeitsverteilungen sind durch eine einzige Allometriegerade gekennzeichnet, die folgende Gleichung hat: $\log \sqrt[3]{HSK} = 0{,}29 \cdot \log BL + \log 10{,}05$. Dies deckt sich weitgehend mit den allometrischen

Basallängen und Hirnschädelkapazitäten vor- und frühgeschichtlicher und rezenter Haushunde

Basallänge in mm, Hirnschädelkapazität in cm^3

Basallänge	Hirnschädelkapazität
Haushunde Feddersen Wierde	
202,7	116
202,2	112
188,6	100
185,6	93
177,8	96
143,4	88
168,1	93
144,2	84
206,6	106
177,3	89
199,6	107
138,4	58
169,0	89
166,9	90
164,4	90
187,5	101
189,4	100
187,6	109
201,0	88
180,0	88
179,9	92
193,7	94
173,8	91
180,7	92
Haushunde Haithabu	
189,3	91
185,3	102
182,8	110
181,4	88
182,4	101
181,0	85
176,5	99
166,3	83
162,5	91
149,0	83
144,6	75
138,2	60
131,8	72
129,1	80
Haushunde Schleswig	
129,4	75,0
191,8	114,0
183,6	107,0
171,3	87,5
135,7	64,0
160,0	88,0
164,4	97,5
168,7	98,0
81,8	75,5
168,7	93,0
129,3	79,0
Haushunde Lattrigen "Torfspitze"	
142,1	66
138,8	75
145,2	69
139,6	73
150,7	78
147,0	80
157,0	81
148,7	86
161,2	78
133,0	76
134,5	56
Haushunde Neuguineas "Hallstromhunde"	
161,4	82
148,8	77
160,6	82
146,5	79
140,8	68
144,2	77
149,0	70
162,0	83
155,0	77
152,5	81
146,3	77
154,4	89
140,5	69
149,6	81
143,4	69
158,7	79
146,8	79
152,8	78
Haushunde Sumatras "Battakhunde"	
144,7	65
139,9	61
144,0	66
159,1	56
146,3	63
138,5	70
135,7	55
137,2	60
134,6	58
143,8	63
149,6	55
139,4	65
137,7	63
Pudel	
137	75
109	84
108	75
94	80
122	71
175	93
136	87
138	84
142	77
126	72
149	79
135	70
Schäferhunde	
196	102
178	94
200	116
219	114
193	102
203	103
196	92
203	109
193	105
186	108
187	95
185	101
171	93
185	99
183	100
162	96
202	118
180	93
193	102
200	117
198	105
211	103
185	91
170	91
203	94
200	108
195	105
196	101
175	89
181	90
171	91
182	89
195	97
175	106
184	94
187	93

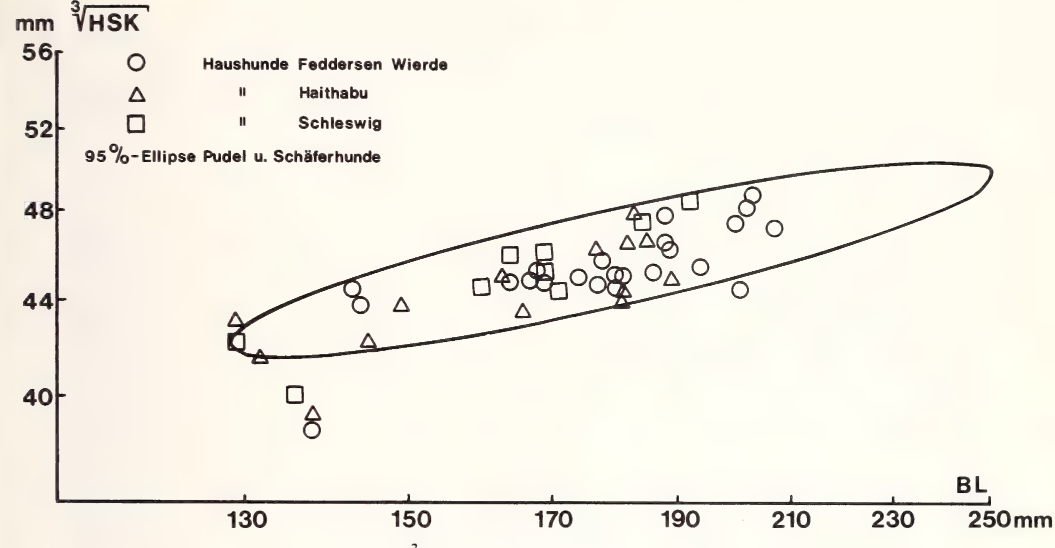


Abb. 1. Korrelation von $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$ (HSK) mit Basallänge (BL)

Beziehungen, die Röhrs und Ebinger (1978) für 220 Schädel rezenter Hunderassen ermittelt haben (a = 0,24).

Werden die neolithischen Torfspitze aus der Schweiz rezenten Haushunden gegenübergestellt, fällt auf, daß fast alle Werte der Korrelation $\sqrt[3]{HSK}$/BL für die Torfspitze unterhalb der Allometriegeraden der Pudel und Schäferhunde liegen (Abb. 2). Die neolithischen Haushunde aus der Schweiz besitzen also – worauf schon Lüps und Huber hingewiesen haben – gemessen an heutigen Haushunden ein durchschnittlich „zu kleines" Gehirn. Man könnte zunächst geneigt sein, wegen des kleinen Stichprobenumfanges (n =

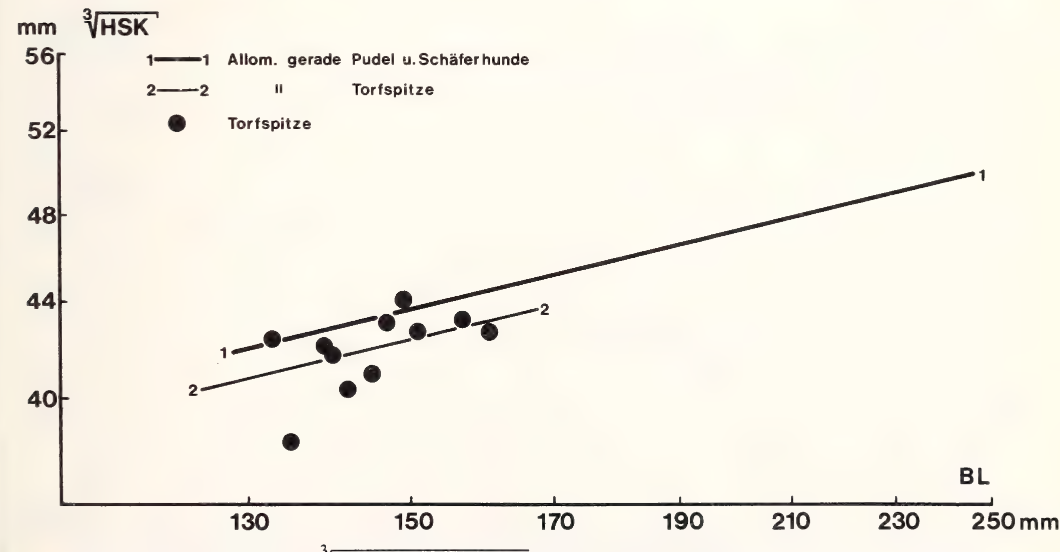


Abb. 2. Korrelation von $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$ (HSK) mit Basallänge (BL). Pudel und Schäferhunde: a = 0,27, b = 11,5, r = 0,87. Torfspitze: a = 0,27, b = 11,1, r = 0,56

11) an ein eher zufälliges Ergebnis zu denken. Die Abweichungen lassen sich jedoch statistisch absichern (F_1 = 6,53; F_2 = 1,99): Die Allometriegerade für die Schweizer Torfspitze ist gegen die entsprechende Gerade für Pudel und Schäferhunde parallel nach unten versetzt. Beide Geraden haben also den gleichen Anstieg (a = 0,27), unterscheiden sich aber durch unterschiedliche Schnittpunkte mit der y-Achse bei log x = 0: $b_{prä}$ = log 11,2; b_{rez} = log 11,5.

Die rezenten „Primitivhunde"

Eine bemerkenswerte Parallele zu den neolithischen Haushunden der Schweiz liefern die Hallstromhunde Neuguineas. Wie Abb. 3 zu entnehmen ist, liegen auch hier – von einer Ausnahme abgesehen – die Wertepaare der Eingeborenenhunde unter der Allometriegeraden von Pudeln und Schäferhunden. Die Geraden beider „Stichproben" sind durch signifikante Lageunterschiede gekennzeichnet (F_1 = 9,14; F_2 = 2,51), sie haben also gleiche Anstiege (a = 0,27), aber unterschiedliche Schnittpunkte mit der y-Achse bei log x = 0: b_{Hal} = log 11,2, b_{rez} = log 11,5. Damit liegt eine sprunghafte Abweichung in der relativen Hirnschädelkapazität vor: Die Hallstromhunde besitzen ein relativ keineres Gehirn als moderne Hunderassen vergleichbarer Schädelgröße. Daß wir es hier mit wirklichen Hirngrößendifferenzen zu tun haben, wird durch Untersuchungsergebnisse untermauert, die nicht auf den Volumina des Cavum cranii, sondern auf den Frischhirngewichten selbst basieren: Wie der graphischen Darstellung in Abb. 13 bei Schultz (1969) zu entnehmen ist, liegen die Hallstromhunde auch hinsichtlich des relativen Hirngewichtes (bezogen auf das Körpergewicht) fast ausnahmslos unter der Allometriegeraden rezenter Hunderassen. Sie haben also leichtere Gehirne als der Durchschnitt gleich schwerer rezenter Haushunde.

Mindestens ebenso große Unterschiede wie zwischen den Hallstromhunden Neuguineas und rezenten Hunderassen bestehen zwischen den Battakhunden und heutigen Tieren. Schon Lüps und Huber (1971) haben darauf hingewiesen, daß die relative Hirnschädelkapazität der „Primitivhunde" Sumatras deutlich hinter jener von rezenten Hunderassen zurückbleibt. Tatsächlich liegen alle Wertepaare der Battakhunde unter der Allometriegeraden von Pudeln und Schäferhunden (Abb. 4). Die größenmäßig den Klein-

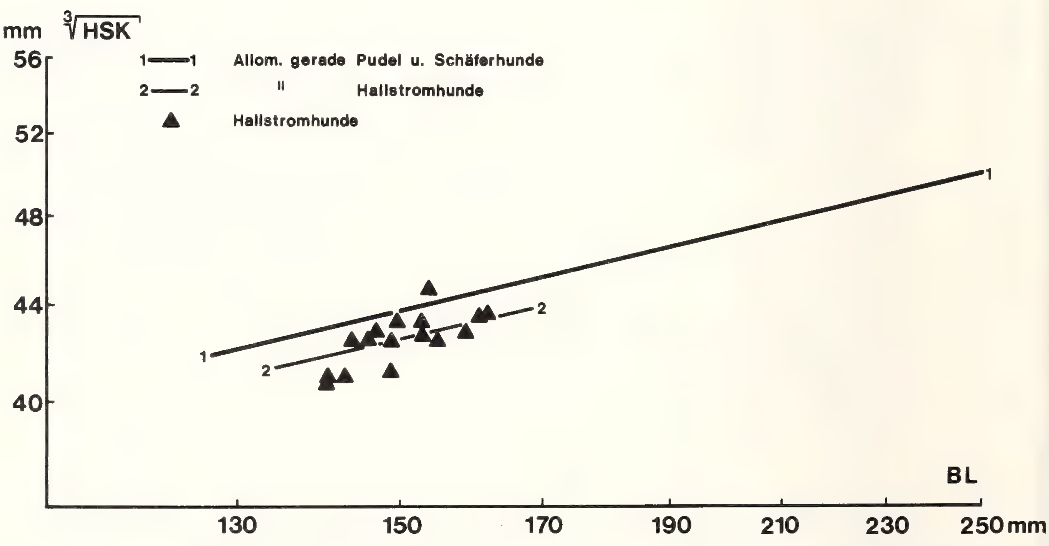


Abb. 3. Korrelation von $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$ (HSK) mit Basallänge (BL). Pudel und Schäferhunde: a = 0,27, b = 11,5, r = 0,87. Hallstromhunde: a = 0,27, b = 11,2, r = 0,72

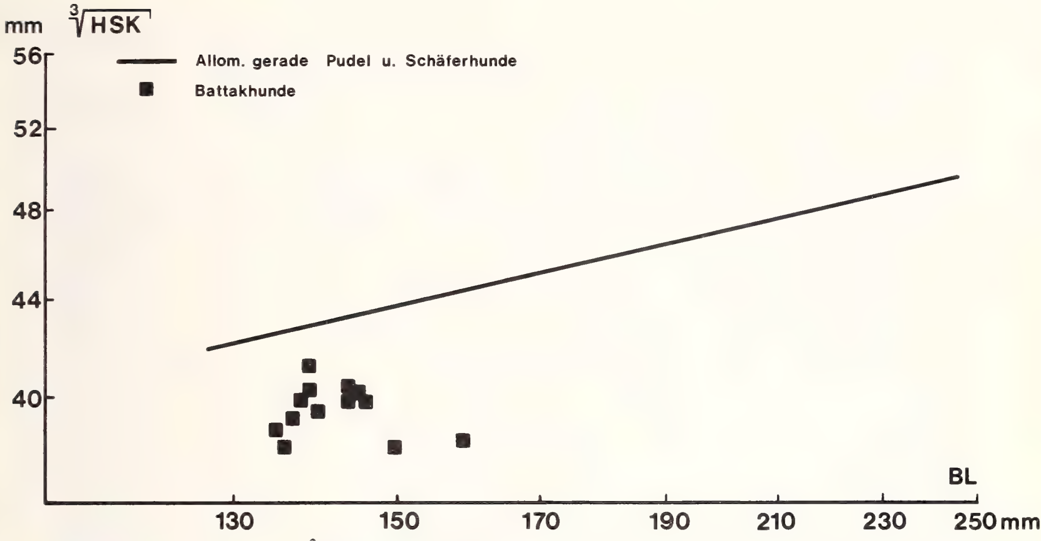


Abb. 4. Korrelation von $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$ (HSK) mit Basallänge (BL). Pudel und Schäferhunde: a = 0,26, b = 11,9, r = 0,87. Battakhunde: a = −0,16, b = 89,2, r = −0,21

pudeln entsprechenden Schädel der Battakhunde haben also ein absolut und relativ sehr viel kleineres Cavum cranii. Eine Berechnung der Allometriegeraden für die Battakhunde verbietet sich, da zwischen der $\sqrt[3]{\text{Hirnschädelkapazität}}$ und der Basallänge keine gesicherte Korrelation besteht.

Diskussion

Durch Untersuchungen von Klatt (1912), Röhrs (1955), Choinowski (1958), Hückinghaus (1961), Stockhaus (1965), Herre und Thiede (1965), Gorgas (1966), Kruska (1970, 1980), Weidemann (1970), Ebinger (1972) und Röhrs und Ebinger (1978) ist sichergestellt, daß Haustiere im Vergleich mit ihren wildlebenden Stammformen ein bis über 30 % leichteres Gehirn besitzen. Innerhalb welcher Zeitspannen die regressive Gehirnentwicklung beim Übergang in den Haustierzustand ablief, ist nicht bekannt. Nach Kruska (1980) haben sich solche Hirnänderungen „in relativ kurzen Zeiträumen eingestellt“, wobei offenbleibt, welche absoluten Zahlen sich dahinter verbergen. Seit etwa 100 Jahren (= 100 Generationen) werden nordamerikanische Nerze *(Mustela vison)* als Farmtiere gehalten, ohne daß eine merkliche Verringerung der Hirngröße eingetreten wäre (Bährens 1960; Pohle 1970; Kruska 1980). Andererseits sind Hirnreduktionen von etwa 8 % für Laborratten nachgewiesen (Ebinger 1972; Kruska 1975), obgleich die Wildform dieser Ratten, die Wanderratte *(Rattus norvegicus)*, auch erst Ende vorigen Jahrhunderts Eingang in die Versuchlaboratorien gefunden hat (Sorbe und Kruska 1975).

Das wohl älteste Haustier ist der Hund, an dessen Abstammung vom Wolf *(Canis lupus)* heute berechtigte Zweifel nicht mehr bestehen (Herre und Röhrs 1973). Nachweise zum vermutlichen Vorkommen von Haushunden vor schon 12 000–14 000 Jahren haben Musil (1970), Bökönyi (1978), Davis (1978) und Nobis (1979) erbracht. Am Ende des Mesolithikums, also vor etwa 6000 Jahren, war der Haushund in Europa bereits weit verbreitet und zweifellos mit allen Merkmalen eines echten Haustieres ausgestattet, also auch mit einem relativ kleinen Hirn versehen. Erstmalig nachgewiesen werden konnten solche Hirnreduktionen bei den ewa 4000–5000 Jahre alten Torfspitzen aus der Schweiz. Hierbei fiel auf, daß diese Steinzeithunde eine über das „normale Maß“ hinausgehende

Reduktion der Hirnschädelkapazität erfahren haben: Die relative Hirnschädelkapazität liegt (gemessen an der Länge der Hirnstammbasis) unter jener rezenter Rassehunde (LÜPS und HUBER 1971). Dies gilt auch dann, wenn nicht die Länge der Hirnstammbasis, sondern die Basallänge als Bezugsgröße verwendet wird (s. Abb. 2). Auch rezente „Primitivhunde", wie die Hallstromhunde Neuguineas, die Battakhunde Sumatras und die Parias des Orients, zeichnen sich im Vergleich mit heutigen „Kulturrassen" durch relativ geringe Hirnvolumina aus. Eine Begründung für diesen Sachverhalt läßt sich ohne weiteres nicht beibringen, zumal bei den als verwildert geltenden oder halbwild lebenden Eingeborenenhunden allenfalls (wenn überhaupt) mit einer gewissen reversiblen Hirnentwicklung, also mit relativ größeren Gehirnen zu rechnen war (HERRE und RÖHRS 1973; KRUSKA und RÖHRS 1974). Mit besonders ausgerichteten Domestikationseinflüssen dürfte die über das „normale Maß" hinausgehende Gehirnverminderung wohl kaum zu tun haben, aber auch die Annahme einer direkten Einwirkung bestimmter Umweltverhältnisse möchte man in diesem Zusammenhange nicht gelten lassen. Im übrigen ist darauf hinzuweisen, daß es auch unter modernen Haushunden Rassen gibt, die hinsichtlich der relativen Hirngröße nicht der „Norm" entsprechen, sondern im unteren Bereich der Variationsbreite der „Kulturrassen" liegen. Das gilt nach Untersuchungen von EBINGER (1980) für die Terrier und Spitze, die ein „überdurchschnittlich" kleines Hirngewicht aufweisen, in dieser Hinsicht also den Torfspitzen aus der Schweiz und rezenten „Primitivhunden" vergleichbar sind. Daß die stärkere Verringerung der Hirnvolumina kein durchgehendes Merkmal von „Primitivhunden" ist, bezeugen die 1000 bis 2000 Jahre alten Haushunde aus vor- und frühgeschichtlichen Siedlungen Norddeutschlands, die hinsichtlich der relativen Hirnschädelkapazität innerhalb der Variabilität rezenter Hunderassen liegen (s. Abb. 1).

Die besonders geringen Hirnschädelkapazitäten der Battakhunde könnten den Gedanken nahe legen, daß wir es hier mit einer verhältnismäßig gut umrissenen Gruppe von Haushunden zu tun haben, die (unbewußt) auf relativ kleine Hirne gezüchtet wurden. Schon WERTH (1944) vermerkt, daß auf Sumatra „ein unverkennbarer, spitzartiger Rassehund" vorkommt, der Battak-Spitz, der nach SCHNEIDER-LEYER (1960) stockhaarig, hochläufig und stehohrig ist. Auch das verhältnismäßig niedrige Hirnvolumen der Hallstromhunde von Neuguinea könnte auf eine „Sonderentwicklung" hinweisen, die von Tieren mit zufällig niedrigen Hirnvolumina ihren Ausgang genommen hat. Es wird weiterer Untersuchungen an prähistorischen Haushunden und rezenten „Primitivhunden" bedürfen, um die aufgeworfenen Fragen einer Antwort näher zu bringen. Sicher ist allerdings schon jetzt, daß die vorliegenden Befunde eindrucksvoll die große innerartliche Variabilität unterstreichen, durch die sich besonders die Hunde unter den Haustieren auszeichnen.

Zusammenfassung

Gegenstand der Untersuchungen waren Schädel 1. neolithischer Haushunde aus der Schweiz (Torfspitze), 2. vor- und frühgeschichtliche Haushunde aus Norddeutschland (Feddersen Wierde, Haithabu, Schleswig) und 3. rasselose „Primitivhunde" Ostasiens (Hallstromhunde, Battakhunde). Zu prüfen war, ob die relative Hirnschädelkapazität (gemessen an der Basallänge) der vor- und frühgeschichtlichen Haushunde und der „Primitivhunde" jener rezenter Rassehunde (Pudel, Schäferhunde) entspricht. Während die prähistorischen Haushunde Norddeutschlands hinsichtlich der Beziehung Hirnschädelkapazität/Basallänge völlig mit den rezenten Hunderassen identisch sind, zeichnen sich die Torfspitze aus der Schweiz und die rezenten „Primitivhunde" durch eine verhältnismäßig geringe Hirnschädelkapazität aus.

Literatur

BÄHRENS, D. (1960): Über den Formenwandel des Mustelidenschädels. Morph. Jb. **101**, 279–369.
BOHLKEN, H. (1962): Probleme der Merkmalsbewertung am Säugetierschädel, dargestellt am Beispiel des *Bos primigenius* Bojanus 1827. Morph. Jb. **103**, 509–661.
BÖKÖNYI, S. (1978): Vlasac und die Fragen der mesolithischen Domestikation. Mitteilungen des Archäologischen Instituts der ungarischen Akademie der Wissenschaften **7**, 85–92.
CHOINOWSKI, H. (1958): Vergleichende Messungen an Gehirnen von Wild- und Hauskaninchen. Zool. Anz. **161**, 259–271.

Davis, S. (1978): Evidence for domestication of the dog 12 000 years ago in the Natufian of Israel. Nature **276**, 608–610.
Ebinger, P. (1972): Vergleichend-quantitative Untersuchungen an Wild- und Laborratten. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **89**, 34–57.
— (1980): Zur Hirn-Körpergewichtsbeziehung bei Wölfen und Haushunden sowie Hunderassen. Z. Säugetierkunde **45**, 148–153.
Gorgas, M. (1966): Betrachtungen zur Hirnschädelkapazität zentralasiatischer Wildsäugetiere und ihrer Hausformen. Zool. Anz. **176**, 227–235.
Haltenorth, T. (1958): Rassehunde – Wildhunde. Heidelberg: Carl Winter Universitätsverlag.
Heinrich, D. (1974): Die Hunde der prähistorischen Siedlung Feddersen Wierde. Z. Säugetierkunde **39**, 284–312.
Herre, W.; Röhrs, M. (1973): Haustiere – zoologisch gesehen. Stuttgart: Gustav Fischer Verlag.
Herre, W.; Thiede, U. (1965): Studien an Gehirnen südamerikanischer Tylopoden. Zool. Jb. Anat. **81**, 155–176.
Hückinghaus, F. (1961): Vergleichende Untersuchungen über die Formenmannigfaltigkeit der Unterfamilie Caviinae Murray 1886. Z. wiss. Zool. **166**, 1–98.
Klatt, B. (1912): Über die Veränderung der Schädelkapazität in der Domestikation. Sitzungsber. Ges. Naturforsch. Freunde Berlin **3**, 153–179.
Kruska, D. (1970): Vergleichend cytoarchitektonische Untersuchungen an Gehirnen von Wild- und Hausschweinen. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **131**, 291–324.
— (1975): Vergleichend quantitative Untersuchungen an den Gehirnen von Wander- und Laborratten. I. Volumenvergleich des Gesamthirns und der klassischen Hirnteile. J. Hirnforsch. **16**, 469–483.
— (1980): Domestikationsbedingte Hirngrößenänderungen bei Säugetieren. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **18**, 161–195.
Kruska, D.; Röhrs, M. (1974): Comparative-quantitative Investigations on Brains of Feral Pigs from the Galapagos Islands and of European Domestic Pigs. Z. Anat. Entwickl.-Gesch. **144**, 61–73.
Lüps, P.; Huber, W. (1971): Haushunde mit geringer Hirnschädelkapazität. Mitt. Naturforsch. Ges. Bern N.F. **28**, 16–22.
Musil, R. (1970): Domestication of the dog already in the magdalénian? Anthropologie **8**, 87–88.
Nobis, G. (1979): Der älteste Haushund lebte vor 14 000 Jahren. Umschau **79**, 610.
Pohle, C. (1970): Biometrische Untersuchungen am Schädel des Farmnerzes *(Mustela vison)*. Z. wiss. Zool. **181**, 179–218.
Reichstein, H. (1973): Die Haustier-Knochenfunde der Feddersen Wierde (Allgemeiner Teil). Probleme der Küstenforschung im südlichen Nordseegebiet **10**, 95–112.
Rempe, U. (1962): Über einige statistische Hilfsmittel moderner zoologisch-systematischer Untersuchungen. Zool. Anz. **169**, 93–140.
— (1970): Morphologische Untersuchungen an Iltisschädeln zur Klärung der Verwandtschaft von Steppeniltis, Waldiltis und Frettchen. Analyse eines „Grenzfalles" zwischen Unterart und Art. Z. wiss. Zool. **180**, 185–367.
Rensch, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. 2. Auflage. Stuttgart.
Röhrs, M. (1955): Vergleichende Untersuchungen an Wild- und Hauskatzen. Zool. Anz. **155**, 53–69.
— (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. wiss. Zool. **162**, 1–95.
Röhrs, M.; Ebinger P. (1978): Die Beurteilung von Hirngrößenunterschieden zwischen Wild- und Haustieren. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **16**, 1–14.
Schietzel, K. (1981): Stand der siedlungsarchäologischen Forschung in Haithabu – Ergebnisse und Probleme. Berichte über die Ausgrabungen in Haithabu, Bericht **16**. Neumünster.
Schneider-Leyer, E. (1960): Die Hunde der Welt. Rüschlikon-Zürich/Stuttgart/Wien: Albert Müller Verlag.
Schultz, W. (1969): Zur Kenntnis des Hallstromhundes (*Canis hallstromi*, Troughton 1957). Zool. Anz. **183**, 47–72.
Sorbe, D.; Kruska, D. (1975): Vergleichende allometrische Untersuchungen an den Schädeln von Wander- und Laborratten. Zool. Anz. **195**, 124–144.
Spahn, N. (1985): Untersuchungen an Skelettresten von Hunden und Katzen der frühstädtischen Siedlung Schleswig (Grabung „Schild"). Ausgrabungen in Schleswig. Berichte und Studien (im Druck).
Stockhaus, K. (1965): Metrische Untersuchungen an Schädeln von Wölfen und Hunden. Z. zool. Syst. Evolut.-forsch. **3**, 157–258.
Vogel, V. (1983): Archäologische Stadtkernforschung in Schleswig 1969–1982. Ausgrabungen in Schleswig. Berichte und Studien **1**, 9–54. Neumünster.
Weidemann, W. (1970): Die Beziehung von Hirngewicht und Körpergewicht bei Wölfen und Pudeln sowie deren Kreuzungsgenerationen N_1 und N_2. Z. Säugetierkunde **35**, 238–247.
Wendt, W. (1978): Untersuchungen an Skelettresten von Hunden. Berichte über die Ausgrabungen in Haithabu, Bericht **13**. Neumünster.
Werth, E. (1944): Die primitiven Hunde und die Abstammungsfrage des Haushundes. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **56**, 213–260.

Anschrift des Verfassers: Dr. Hans Reichstein, Institut für Haustierkunde der Universität Kiel, Biologiezentrum, Olshausenstraße, D-2300 Kiel

On the development of social behaviour in immature males of a feral horse population (*Equus przewalskii* f. caballus)

By R. Hoffmann

Dept. of Zoology, Duke University, Durham, N.C. and Abteilung Verhaltensphysiologie, Universität Tübingen, FRG

Receipt of Ms. 3. 5. 1985

Abstract

Social behaviour was observed for two consecutive years in all maturing individuals of a feral horse population on an island off the coast of North Carolina, USA. The ontogeny of social behaviour was examined with regard to age, sex and social environment and compared with the social behaviour of adult horses. Both frequency and structure of behaviour patterns differed between the sexes after the first year of life; these differences increased with age until both sexes had attained adulthood. Male horses spent most of their first five to six years of life in the bachelor group. The quantitative and qualitative development was dependent both on social context and age. Young males remaining in their mothergroup until sexual maturity were less active and showed fewer different social patterns than their peers in the bachelor group. The same was true for sexually mature bachelors trying to form their own female group before they had reached the age of five years. In any age period the total number of different behaviour patterns of all horses was at least twice the number of different patterns observed in a single horse; both were highest in sexually mature bachelors. Apparently the bachelor group serves to promote the individuals' social development and practice of role-specific behaviour in a non-serious environment.

Introduction

Recent studies of feral and wild Equid populations have paid particular attention to social behaviour and organization. Plains zebra *(Equus quagga boehmi)* and Mountain zebra *(E. zebra hartmannae)* as well as feral horses (*Equus przewalskii* f. caballus) generally live in female-offspring groups dominated and defended by one stallion, with associated bachelor groups (Imanishi 1953; McKnight 1958; Bruemmer 1967; Klingel 1969, 1972, 1974; Rhymer 1970; Feist 1971; Joubert 1972; Tyler 1972; Welsh 1973; Berger 1977; Miller and Denniston 1979; Hoffmann 1980). The social system of Grevys' zebra on the other hand seems to be related to the systems of wild asses *(E. hemionus, E. africanus)* and feral asses (*E. africanus* f. asinus) (Klingel 1974; Moehlman 1974; Woodward 1978; Hoffmann 1983a). Neither have harem-like groups. Adults live singly or in mother-offspring groups. However, temporary assemblages of all kinds occur frequently. In some populations males will establish large territories during the breeding season which are defended only against other males in the presence of estrous females. Of all equids horses appear to be the most flexible species. Recent studies revealed possibly territoriality (Rubenstein 1981; Pollock pers. comm.), mixed-sex peer groups (Keiper 1976a; von Goldschmidt-Rothschild and Tschanz 1978) and even a totally loose social system comparable to the system of feral asses (Hoffmann 1983a). Aside from their type of social organization, all known equid species have a surprisingly uniform set of basic social behaviour patterns which they use in similar social contexts (Klingel 1972). In all Equid species males are physically able to and frequently do dominate females and offspring

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5005-0302 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 302–314

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

independently of their social organization (BERGER 1983). Especially in horses organized in harem groups the reproductive success of a population may be totally dependent on the male's social, environmental and spatial strategy. Group stallions defend their mares and valuable resources such as waterholes or food patches against other stallions and bachelor males (KLINGEL 1972; RUBENSTEIN 1981; HOFFMANN 1983b) and they may sire most of the offspring in their harem group (HOFFMANN 1983b). A mare's social activity usually is restricted to mother-foal interaction and few social contacts with the other groupe mares (FEIST and MCCULLOUGH 1976; HOFFMANN 1980, 1983; WARING 1983; and others).

The development of two different sex-related roles in Equids is not yet completely understood. In feral horses both male and female foals spend the first year of their life in close contact with their mother and her group (TYLER 1972; KLINGEL 1972; VON GOLDSCHMIDT-ROTHSCHILD and TSCHANZ 1978; HOFFMANN 1983b). In one studied population most foals left their maternal group between the first and second breeding season (HOFFMANN 1983b). Most of the female foals are sexually receptive when they are between one and two years old (KLINGEL 1972; WARING 1983, and others) and then join other harem groups (FEIST 1971; TYLER 1972; HOFFMANN 1980; and others). Young males live in unstable bachelor groups until they are five to six years old (ALVERDEZ 1925; KLINGEL 1964, 1965; FEIST 1971; BERGER 1977; HOFFMANN 1980, 1983). They enter the reproductive stage of their life considerably later than do females. On the other hand male and female foals of the investigated feral island population did not differ significantly in their observable social behaviour and activity (HOFFMANN 1983), and reports of the other feral horse populations indicate the same result (FEIST and MCCULLOUGH 1976; BERGER 1977). Therefore it should be assumed that in feral populations the development of the complex social behaviour of males takes place during bachelorhood, i.e. the period they spend in bachelor groups.

Material and methods

This project was conducted with a population of feral horses on Bird Shoal-Carrot Island off the US coast of North Carolina, USA. The population originates from another feral horse population on adjacent Shackleford Island, lives completely undisturbed by man and has no natural enemies. The island, a narrow complex of salt marsh, intertidal sand and mud flats, creeks, dredge spoils and patches of maritime forest, is approximately 6 km long, between 0.5 and 1 km wide and is uninhabited by man. Approximately 30 % of the total area of the island is covered by salt marsh *(Spartina alterniflora)*; which also comprises the main diet of the horses (HOFFMANN 1982; LIN 1982). Freshwater occurs naturally only after heavy rains, gathering in pools formed by dredge spoils. Normally the only other source of fresh water are holes dug and maintained by the horses. During the summer, water in these holes is very scarce and in dry seasons turns brackish (HOFFMANN 1980). There are no other large herbivorous mammals found on the island. The climate is subtropical.

The social organization and population dynamics of the studied horse population did not differ from other feral horse populations (HOFFMANN 1982): non-territorial, stable groups of one to four mares were dominated by one stallion throughout the year. Over the study period several two-male harem groups formed, with one dominant, driving and reproducing male and one subdominant male at the group periphery. The breeding season lasted from mid April until June/July: thus most of the foals were born within a four to six week range. The population grew almost linearly from 24 horses observed in 1977 to 50 horses in 1982, with a sex ratio varying between an even ratio and 1.4 males to 1 female.

Observation modus

At the beginning of every observation day the island was systematically scanned for horses from one end to the other. No night observations were conducted. The location, identity, group composition and activity was recorded for every individual. The identity and genetic background (mother and, for some animals, the group stallion as possible father) of every horse younger than 5 years was known from previous studies on the same population in 1977–1978 (HOFFMANN 1980). Individuals and groups were followed as long as possible, on some occasions (e.g. in flooded saltmarshes) by boat. The frequency of every social behaviour pattern, the partner of exchange and the response was continuously marked on prepared data sheets, usually for one observation hour; the social and environmental context was described and recorded.

From September 1980 until March 1981 all bachelors aged one to five years were observed, from March 1981 until July 1982 all other horses on the island were included. Thus all bachelors on the island were observed for two nonbreeding seasons (Sept. 80–March 81; August 81–March 82) and two breeding seasons (March 81–July 81; March 82–July 82). A total of 6752 hours of behavioural observation was accumulated over the two years. Of this total, 4253 hours were spent on male foals and bachelors aged 0–62 months (n = 22), and 822.5 hours an adult males (n = 8).

Definitions

Behaviour

In order to measure the frequency of social behaviour behavioural events had to be classified: I defined the smallest observable unit of behaviour as a behavioural stereotype, such as "ear position up". A behaviour pattern was defined as a single stereotype or (one and only one) combination of stereotypes. Every new combination of stereotypes, even if it occured only once was regarded as a new behaviour pattern. Patterns with apparently common underlying meanings, stimuli and results were grouped into one behavioural category and labeled accordingly. The intensity of the pattern was measured by the reaction of the opponent. During a two month pilot study all stereotypes and patterns occurring in the population were identified and compared with the observations and descriptions in the literature (Antonius 1939; Grzimek 1944; Zeeb 1958, 1959; Trumler 1959; Feist 1971; Tyler 1972; Clutton-Brock 1976; Wells and v. Goldschmidt-Rothschild 1978). All observed behaviours are listed in the Table.

Age

The occurrence and frequency of behaviour patterns and categories was related to age. The age of bachelors was expressed in time periods equivalent to the different seasons in the study. Therefore, the age periods used have two different lengths: eight months (nonbreeding season) and four months (breeding season). The data obtained from observations of horses of the same age, but in different seasons, were put together into the same age period.

Social Context

I defined two generally different social contexts for male horses: a. permanent contact with females, and b. no permanent contact with females. The first context applied to 1. immature males in their mothers' group called mothergroup bachelors, 2. sexually mature bachelors which temporarily kept females (called harem group bachelors) and 3. adult stallions with a harem group.

Statistical evaluation

Every observed behaviour pattern was counted as one event. The frequency of occurrence of every single pattern was standardized for every individual as n events/observation hour per age period (= season). With paired data, I applied the Sign test, Wilcoxon matched pairs signed-ranks test or Walsh test, nonpaired data were analyzed with the Man-Whitney U-Test (Siegel 1956).

Results

First occurrence of behaviour patterns

Male horses on the island used a total number of 58 different behaviour patterns, most of which had role-specific or sex-specific character (see Table). Driving, complete forms of both urine marking and defecation marking and complex agonistic patterns were not observed in immature animals and adult females. Playing behaviour patterns as described in Table 1 were almost never observed in adult animals. In young males it was by far the most commonly observed social behaviour. The majority of male foals and yearlings used the low-key playing patterns 39, 6a and 9a. The high intesity patterns (11a, 12a) were not observed to occur before the third year of life, and then, only in very few males. Both the number of different playing patterns used and the intensity of play increased with age and peaked at the age of 34–50 months and decreased thereafter.

Behaviour categories, their individual patterns and labels, of male horses on Bird Shoal-Carrot Island

Category	Label	Sequence of stereotypes (Pattern)
Greeting	0	Ears up; naso-nasal contact
	1	Ears flat back; naso-nasal contact
Grooming	40	Ears up; initiating; allo-grooming
	41	Ears up; initiating; mutual grooming
	42	Ears up; passive mutual grooming
Playing Behaviour	39	Ears up; initiating
	42a	Ears up; snap; wrestle; groom
	6a	Ears up; chase
	9a	Ears up; bite
	10a	Ears up; front hoof beating
	11a	Ears up; front hoof beating; bite
	12a	Ears up; front hoof beating; bite; chase
Submissive Behaviour	13	Ears flat back; stretch neck; teeth blecking
	14	Ears flat back; stretch neck; teeth clapping
	15	Ears up; walk away
	16	Ears flat back; run away
Agonistic Behaviour	3	Ears flat back; (treath)
	4	Ears flat back; naso-nasal contact; head beating
	4b	Ears flat back; head beating-movement
	5	Ears flat back; naso-nasal contact; head beating; vocalization
	6	Ears flat back; chasing
	7	Ears flat back; snap
	8	Ears flat back; hindhoof kick; vocalization
	9	Ears flat back; bite
	10	Ears flat back; front hoof beating; vocalization
	11	Ears flat back; front hoof beating; bite; vocalization
	12	Ears flat back; front hoof beating; hindhoof kick; chase; vocalization
Defecation Marking	20	Sniff
	21	Sniff fresh pile
	25	Sniff old pile
	21b	Sniff fresh pile; defecate
	25b	Sniff old pile; defecate
	22	Sniff fresh pile; marking position
	26	Sniff old pile; marking position
	23	Sniff fresh pile; marking position; defecate
	27	Sniff old pile; marking position; defecate
	24	Sniff fresh pile; marking position; defecate; 180° turn; sniff own mark
	28	Sniff old pile; marking position; defecate; 180° turn; sniff own mark
Urine Marking	37	Flehmen
	29	Sniff urine
	33	Sniff urine; flehmen
	30	Sniff urine; marking position
	31	Sniff urine; marking position; urinate
	34	Sniff urine; marking position; urinate; flehmen
	32	Sniff urine; marking position; urinate; 180° turn; sniff own mark
	35	Sniff feces; flehmen
	38a	Sniff feces; marking position; urinate
	36	Sniff feces; flehmen; urinate
Driving Behaviour	17	Ears flat back; stretch neck; chase
	18	Ears back; drive
Sexual Behaviour	47	Ears flat back; sniff female
	48	Ears flat back; sniff female genitals
	51	Ears flat back; courting female; vocalization
	49	Ears up or flat back; mounting female
	50	Ears up or flat back; copulation with female

Over the entire study period only 20–30 % of all adult animals showed grooming behaviour. While young bachelors used all three patterns of grooming, sexually mature bachlors after the age of four years did not groom at all, with possibly one exception.

Most of the agonistic patterns developed significantly later in life. The first behaviour patterns with agonistic character in male foals were simple, low-key devensive patterns (7, 8 and 3). The other agonistic patterns appeared successively in the second and third year of

life, usually in very few horses at the beginning. Again, just as in playing behaviour the intensity and pattern complexity correlated with the sequence of first occurrence. At the age of 50–58 months all adult bachelors used almost all agonistic behaviour patterns, just as group stallions did. The agonistic patterns 9, 10, 11 and 12 are identical in their composition and sequence of stereotypes with the playing patterns 9a, 10a, 11a, and 12a, except for ear position and vocalization. The time of first occurrence of these agonistic patterns was preceded by the first occurrence of the equivalent playing patterns by one to two seasons. The occurrence of patterns 12 and 12a had a seasonally alternating character: in the breeding season 12 was high and 12a low, in the nonbreeding season 12 was low and 12a high.

Adult stallions showed only complete forms of defecation marking. The occurrence of the incomplete forms in bachelors was age-related: All male foals reacted to olfactory stimuli (sniff pile). Some yearling males did use the upright marking position typical for adult males after sniffing a pile, but did not defecate. Two year old males showed both types of behavioural "precursers" (21, 22), and in their third breeding season all types of precursers and complete marking was observed. Thereafter incomplete forms of marking were abandoned.

Male horses marked both female feces and female urine with their own urine. Both forms of urine marking, as well as flehmen in combination with olfactory investigation of urine and feces were observed to occur already in some male foals. Three year old bachelors used all different combinations of urine marking, as did adult stallions.

Three female-oriented behaviour patterns with sexual character appeared in male foals (47, 48, 49). Two yearlings courted a female, but copulation and driving was not observed to occur before the third breeding season. All of the observed patterns with sexual character and driving were directed against females only, except for several instances of mounting in bachelor play. The first occurrence and the number of animals using driving and sexual behaviour was dependent on the presence of females.

Most of the more complex behaviour patterns of play, agonistic behaviour, and both forms of marking appeared for the first time in only one or two horses of an age class. It then took $1^1/_2$ to 2 years until all males of this age group had displayed this pattern.

Total social activity

The total frequency of the social activity in adult horses varied between 0.3 and 0.5 events/h in mares and 2 and 3 events/h in stallion (Fig. 1). In both sexes it was lower in the nonbreeding season than in the breeding season (for males $p \leq .01$, Wilcoxon). The social activity of male foals increased during the first 14 months, but then decreased to the lowest value of the male socialization period at age 14–22 months. Young males then became increasingly more active reaching the adult male level at the age of 3 years. The frequency distribution of the total social acitivty showed strong seasonal character in immature males.

Absolute frequency of behaviour catagories

The average absolute frequency of occurrence of a category was expressed as the arithmetic mean with standard deviation of all individual events per hour in one age group (Fig. 2). The most frequently observed social behaviour category in stallions was agonistic behaviour (0.74–1.3 events/h), followed by defecation-marking (0.37–0.54 events/h) and driving (0.28–0.50 events/h). Togehter these activities comprised roughly $^2/_3$ of the total events. There was no significant difference observed in the frequency of these activities between the breeding and nonbreeding seasons. Sexual behaviour and urine marking occurred significantly more often ($p \leq .017$ Mann-Whitney U-test) in the breeding season. In adult stallions both playing and grooming behaviour were the least observed social

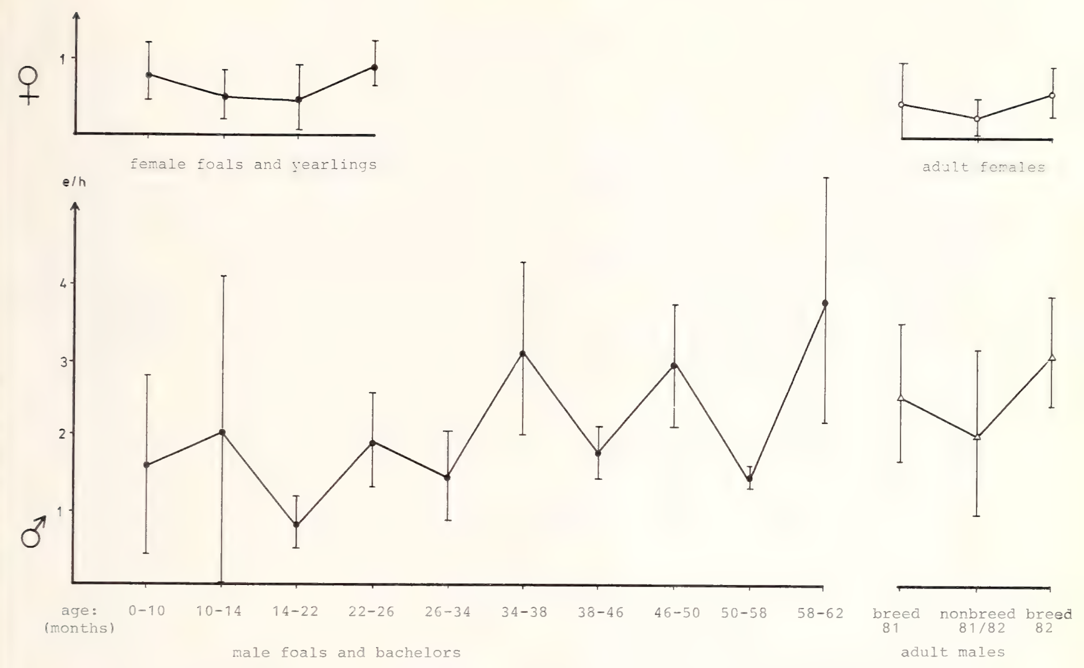


Fig. 1. Average social activity of horses over age (of immature animals) and in different seasons (of adult animals). One value represents the mean total number of social events/hour of one horse in the given age period, with standard deviation. Symbols: male foals and yearlings: ●, female foals and yearlings: ●, adult males: △, adult females: ○

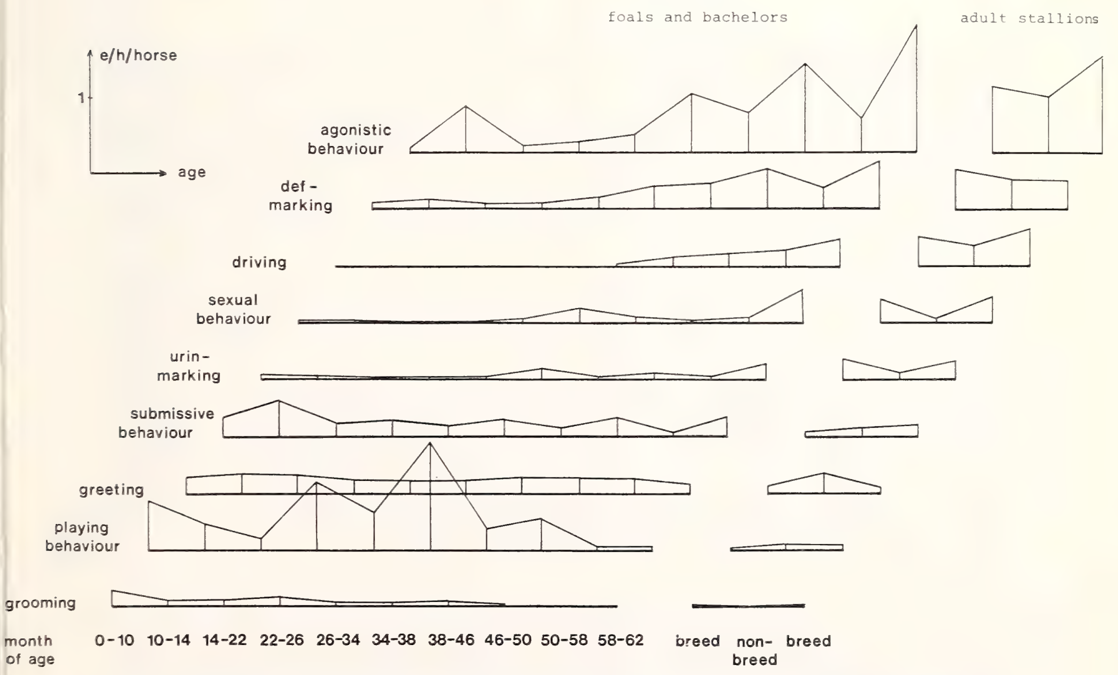


Fig. 2. Quantitative distribution of social behaviour over age: absolute frequency of individual behaviour categories in one horse, in events/hour, in different age periods and seasons

activities. Greeting was a frequently observed way of establishing contact, but only in the nonbreeding season.

A comparative examination of the frequency distribution over age in young males reveals at least 3 different maturation periods:

Age 0–22 months: The frequency of the social activity was fairly evenly distributed over the categories grooming, play, greeting and submission; both forms of marking, as well as sexual behaviour, was used only sporadically. Except for during the first breeding season, agonistic behaviour occured less often than any of the nonagonistic and marking behaviours. The highest frequency of grooming at any age occurred in foals.

Age 22–38 months: At this age, just before reaching sexual maturity, playing behaviour was by far the most frequently observed social behaviour in young males. The frequency of grooming and submission decreased with age, whereas the frequency of marking, agonistic behaviour and sexual activity began to increase slowly. Driving occurred first after sexual maturity, which was attained between the age of 26 and 38 months.

Age 38–62 months: Between the 38th and 62nd month of life, the whole set of behaviour categories gradually shifted into the adult male frequency distribution type. Frequencies of nonagonistic categories such as play behaviour, grooming and greeting continuously decreased, whereas behaviour patterns of the other categories were used more frequently. Bachelors trying to build up their own harem group (age 46–50 months) for the first time used significantly more agonistic ($p \leq .031$; Mann-Whitney U-test) and submissive behaviour ($p \leq .045$; Mann-Whitney U-test) than adult stallions. At the same age, the bachelors still played more than adult stallions.

Generally agonistic and submissive behaviour and, after maturity, urine marking was observed more often to be used in the breeding season than in the nonbreeding season. Playing behaviour showed strong seasonality only during its peak frequency (age 22–38 months). The development of all other behaviour categories in bachelors was seasonally independent.

Relative frequency of behaviour categories

Every animal had its own specific distribution of behaviour category frequencies within its total social acitivity. This distribution varied with age. The combined relative frequency distributions within one age period reveal how much of its total social activity an animal of this age will actually spend on certain behaviours, such as agonistic behaviour. The mean distributions over age are then compared between the different types of bachelors.

Male foals which had left their mother group at the age of 10–14 months spent a significantly higher amount of their social activity on agonistic behaviour ($p \leq .026$; Mann-Whitney U-test) and submissive behaviour than male foals remaining in their mothergroup (Fig. 3). These two behaviours accounted for almost 90 % of the total social activity in yearling bachelors. During the age periods of 22–26 months and 26–34 months the situation was reversed. Mothergroup bachelors were relatively more submissive than bachelors, and significantly more aggressive during the nonbreeding season, at the age of 26–34 months ($p \leq .072$ Mann-Whitney U-test). Sexually mature bachelors in association with females spent a higher percentage of their social activity on agonistic encounters ($p \leq .07$ Sign) and significantly less on submissive behaviour ($p \leq .019$ Sign) than when they were just bachelors. In adult stallions the correlation between female presence and relative frequency of agonistic behaviour was reversed: stallions which had lost their group spent a higher proportion of their total activity on both agonistic and submissive behaviour than harem group stallions.

The relative frequency of defecation marking in young males increased with age, but there were no context related frequency changes.

Urine marking filled only a small part of the bachelors' social "budget". Only in sexually mature bachelors with permanent contact with females did urine marking become

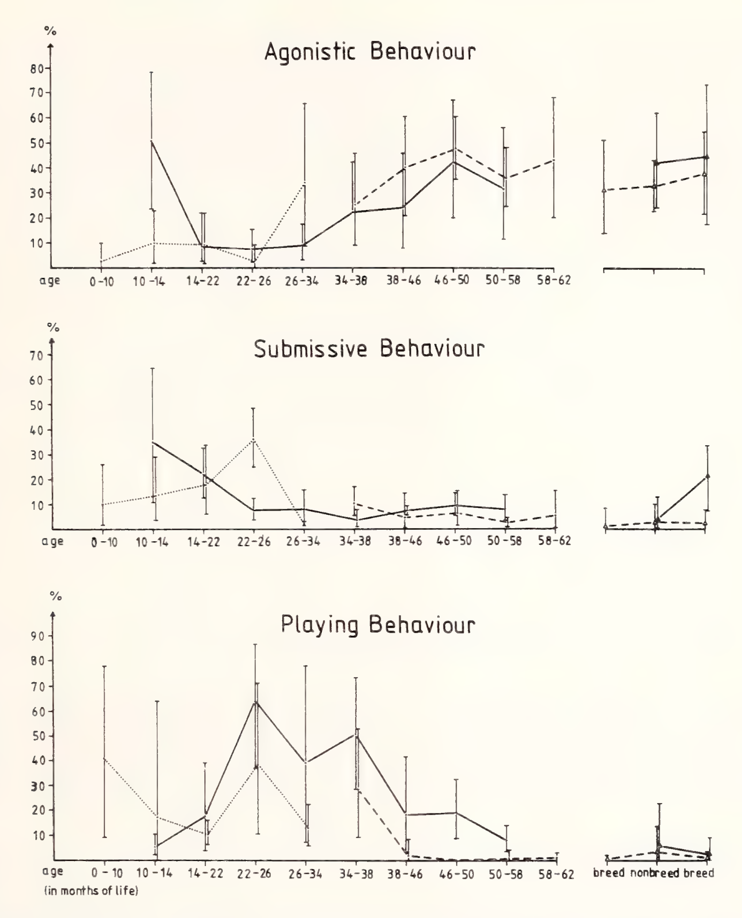


Fig. 3. Relative frequency of behaviour categories, within one age group, over age in males: one value represents the mean relative frequency of all pattern of this particular category, in relation to total social activity, in this age group, derived from all individual distributions of the members of this age group. Symbols: bachelors: ●——●, mothergroup bachelors: ●······●, harem group bachelors: ●– – –●, stallions with harem groups: △– – –△, single stallions: ▲——▲

a frequently used acitivty (5 % of the total acitivty); while being a bachelor, the same horse showed no urine marking at all.

Playing behaviour comprised up to 60 % of the social behaviour in bachelors and was strongly context dependent in its relative frequency. Mothergroup bachelors spent significantly less of their social activities on play than bachelors of the same age (14–22 months: $p \leq .017$; 22–26 and 26–34 months: $p \leq .07$; Mann-Whitney U-test). Males at the age of 46–50 months did not play at all when being a harem group bachelor, but did spend 18 % of their social activity on play as "real" bachelors.

Absolute and relative variability of patterns

There were no horses which in any given season or age period showed all the behaviour patterns that had been observed to occur in their sex on the island. Furthermore there were no age periods or seasons in which I observed all patterns occurring on the island. Therefore in order to gain some understanding of the behavioural flexibility of the animals

in this population, it seemed appropiate to investigate the difference between the total number of different behaviour patterns occurring in one age period (absolute variability) with the acutal mean number of different behaviour patterns observed in one horse this age (relative variability). If the horses of a certain age period used the same number, but different types of behaviour patterns, their individual flexibility (relative variability) had to be smaller than the age period specific flexibility (absolute variability).

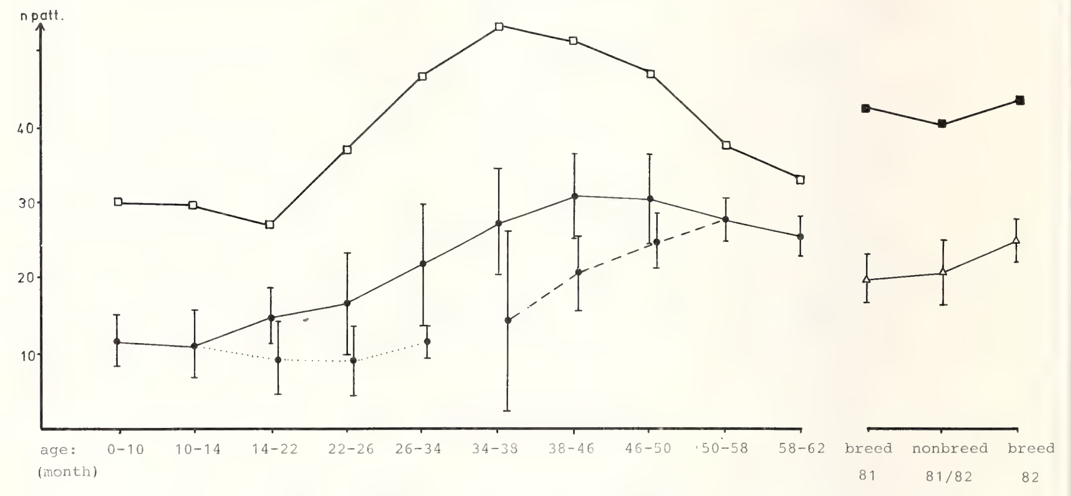


Fig. 4. Absolute and relative variability of social behaviour in males: absolute variability is the total number of different patterns used in one age period or season, by all horses together; symbols: absolute variability of bachelors: □, absolute variability of stallions: ■; relative variability is the mean of the total number of different patterns observed in one horse in one age period. Symbols: bachelors: ●——●, mothergroup bachelors: ●······●, harem group bachelors: ●– – –●, stallions: △——△

The absolute variability of immature males was lowest in foals and yearlings (Fig. 4). It rose to a high value of 54 different patterns in the age group of 34–38 months, and then decreased to 33 patterns for the period of 58–62 months. Generally, the absolute variability of mature bachelors was lower than in adult stallions, and did not show seasonality as the adult values did. The absolute variability was twice as high as the relative variability.

The development of the relative variability in bachelors was quite different. It increased from a low value of 12 patterns in foals and yearlings to a high value of 30 at 38–46 months, and then decreased slightly to the level of adult males by the age period of 58–62 months. The relative variability in harem group bachelors aged 46–62 months was significantly higher than in adult males (breeding season 81: $p \leq .0015$; nonbreeding season: $p \leq .02$; Mann-Withney U-test).

The relative variability of mothergroup bachelors was much lower than the relative variability of true bachelors, and never reached their values within one age group. After sexual maturity the values of harem group bachelors, which at the third breeding season (age 34–38) had been the lowest of this age group, increased and reached adult male levels at 38–46 months, but, again, never the values of bachelors of the same age. In general contact with females decreased the number of different behaviour patterns within a given age period in immature males.

Discussion

Although many studies have been conducted on ontogenetic aspects of domestic foals (Grzimek 1949; Waring 1970, 1972, 1983; Williams 1974; Fagen and George 1977;

Boy and Duncan 1979; Fraser 1980; Fagen 1981), only few quantitative data are available on aspects of the development of social behaviour in truly feral horse populations. The first occurrence, sequence and frequency of behaviour patterns in New Forest foals (Tyler 1969) differed from the foals of my study population. New Forest foals not only nursed and rested more, they also seemed to groom and play much more with each other and with subadult and adult animals. This was also reported for Camargue foals (Wells and v. Goldschmidt-Rothschild 1979). This may have been due to the social organization of New Forest ponies and Camargue horses: the number of potential sozialisation partners (peers) within a group was higher for foals. While foals in the studied population seemed to lack the opportunity to establish social contacts, they first of all developed those nonagonistic and low-key agonistic patterns normally used by adults to regulate the social relations within a harem group. Thus the actual frequency of practicing group-stabilizing behaviour in immatures seemed of little importance to the population, because its social structure, group stability, and reproductive success was not different from other feral horse populations (Hoffmann 1980, 1983b).

The similar development of social noncompetitive patterns in foals of both sexes was followed by a strong role-specific split in the ontogeny over the next four years of age. Young sexually immature bachelors spent most of their time playing, when they had joined the bachelor group. In other equids, such as the mountain zebra (Joubert 1972), feral asses (Woodward 1979), domestic horses (Fagen 1981; Waring 1983), and semi-feral populations (Tyler 1972), playing behaviour seemed to be the main social activity also. Unlike the bachelors on Bird Shoal-Carrot Island, the play in foals and yearlings of the Camargue and New Forest populations already contained agonistic elements. This seems quite surprising and I cannot readily explain this difference. Probably the presence of a dominant stallion in Bird Shoal-Carrot Island groups suppressed every behaviour with competitive elements. Feist (1971) observed a similar control of social play in immature group members by the stallion. This may also explain the differences between bachelors and same-aged mothergroup bachelors. In the latter, the absence of same aged peers and the constantly serious environment forcefully reduced the individual flexibility, choice and proper application of adult male-specific behaviour patterns. On the other hand, most of the new behaviour patterns occured first in males in contact with adult females. I therefore assume that many stimuli for the first appearance of patterns may lie in the social environment of a harem group. The actual practice and application in the proper context was possible though only in a social environment free of serious competition.

Camargue and New Forest males were observed to reproduce following sexual maturity, depending on the time of year (Tyler 1972; Wells and v. Goldschmidt-Rothschild 1979). Sexually mature bachelors on Bird Shoal-Carrot Island were not able to reproduce until their fifth or sixth year of life. This intermediate state of development between sexual maturity and behavioural maturity was also reported by Feist (1971) for the Pryor Mountain horses, and by Klingel for Grant's zebra, Plains zebra and even the territorial Grevy zebra (1965, 1969, 1972). Although few data are available on feral ass bachelors, preliminary observations indicate that adult, dominant males temporarily accompanying estrous females prevent young males from mating (Hoffmann 1983a).

Delayed onset of male reproduction is widespread in polygynous species (e.g. elephant seals: le Boeuf 1974; antelopes: Jarman and Jarman 1974, Gosling 1974; and others) and in species with female family units and peripheral males (e.g. primates: v. Lawick-Goodall 1968; Martin 1972; Charles-Dominique 1972; and others). In the observed horses, the time span between physical and actual reproductive status apparently served to provide a male with the role-specific skills necessary to build up, maintain and successfully defend the core reproductive unit with its offspring. This was demonstrated by the gradual shift of the occurrence, frequency and flexibility of social behaviour from the bachelor set to the adult male set. As well as in immature bachelors this shift was altered by the presence

of females, but, contrary to immature bachelors the differences between bachelor status and harem group status decreased with increasing age.

In concluding, it appears that male horses go through several age-related phases of development, with behaviour sets characteristic in their structure, frequency distribution and type of development. According to Wiley (1980), these phases could also be regarded as functional positions in the given society. Transitions from an early position into the next position occurred in all males and were always irreversible, measured by the occurrence, frequency and variability of their behaviour. On the population level, I propose that functionally the bachelor group on Bird Shoal-Carrot Island resembles the lek system found in other herbivorous mammals (Estes 1969; Buechner and Roth 1974). A lek system may provide males a possibility of progression in rank and position towards a reproductive state. On Bird Shoal-Carrot Island, all immature males proceeded through the various bachelor positions until they had reached reproductive age.

Acknowledgements

This project was supported by the Deutscher Akademischer Austauschdienst and the Graduiertenförderung of the Universität Tübingen. I would like to express my sincere appreciation to Prof. Dr. P. Klopfer, Duke University, and Prof. Dr. K. Schmidt-Koenig, Universität Tübingen, for their scientific and logistical support, encouragement and guidance throughout this project. I am very grateful to many other people and friends at the Duke University, Duke Marine Lab and the Universität Tübingen, who helped and assisted in many ways.

Zusammenfassung

Über die Entwicklung des Sozialverhaltens von heranwachsenden Hengsten einer verwilderten Pferdepopulation (Equus przewalskii f. caballus)

Bei allen heranwachsenden Tieren einer verwilderten Pferdepopulation, die auf einer, der Küste von North Carolina, USA, vorgelagerten Insel lebt, wurde das soziale Verhalten über den Zeitraum von zwei Jahren beobachtet. Die Entwicklung des Sozialverhaltens der Jungtiere wurde in Bezug zu Alter, Geschlecht und sozialem Umfeld gesetzt.

Die Häufigkeit des Auftretens und die Struktur der sozialen Verhaltensweisen waren nach dem ersten Lebensjahr in beiden Geschlechtern unterschiedlich; die geschlechtsspezifischen Unterschiede verstärkten sich mit zunehmendem Alter. Die meiste Zeit der ersten fünf bis sechs Lebensjahre verbrachten Junghengste zusammen mit anderen Junggesellen. Ihre Verhaltensentwicklung war quantitativ und qualitativ abhängig vom sozialen Umfeld und vom Alter. Junghengste, die bis zur sexuellen Reife in der Muttergruppe bleiben, zeigten weniger Aktivität und weniger Flexibilität (verschiedene Verhaltensweisen) als gleichaltrige Junggesellen in der Junggesellengruppe. Dies traf auch zu für sexuell reife Junggesellen, die versuchten, eine Haremgruppe aufzubauen, bevor sie fünf Jahre alt waren.

In jeder Altersstufe war die Anzahl aller beobachteten Verhaltensweisen mindestens doppelt so groß wie die in jedem einzelnen Tier dieser Altersstufe beobachteten verschiedenen Verhaltensweisen. Erwachsene Junggesellen zeigten die größte Anzahl verschiedener Verhaltensweisen.

Alle Junggesellen durchliefen jedoch – früher oder später – die verschiedenen, durch qualitative und quantitative Verhaltensparameter voneinander abgrenzbaren Stadien der Verhaltensentwicklung. Diese Entwicklung war irreversibel: Junggesellen, die einen bestimmten Status erreicht hatten, kehrten nie wieder auf ein früheres Stadium zurück. Funktionell dient die Junggesellengruppe der haremsbildenden Equiden wahrscheinlich der Entwicklung und dem Einüben rollenspezifischer Verhaltensweisen in nicht-ernster Umgebung.

References

Antonius, O. (1939): Über Symbolhandlungen und Verwandtes bei Säugetieren. Z. Tierpsychologie **3**, 263–278.

Berger, J. (1977): Organizational Systems and Dominance in Feral Horses in the Grand Canyon. Behav. Ecol. Sociobiol. **2**, 131–146.

Berger, J. (1983): Induced Abortion and Social Factors in Wild Horses. Nature **303**, 59–61.

Boy, V.; Duncan, P. (1979): Time-budgets of Camargue Horses I: Developmental Changes in the time budgets of foals. Behaviour **71**, 187–202.

Bruemmer, F. (1967): The wild horses of Sable Island. Animals (London) **10**, 14–17.

BUECHNER, H. K.; ROTH, H. D. (1974): The Lek System in Uganda Kob Antelope. American Zool. **14**, 145–162.
CHARLES-DOMINIQUE, P. (1972): Ecologie et vie sociale de *Galago demidovii* (Fischer 1808, Prosimii). Fortschritte der Verhaltensforschung **9**, 7–41.
CLUTTON-BROCK, T. H.; GREENWOOD, P. J.; POWELL, R. P. (1976): Ranks and Relationships in Highland Ponies and Highland Cows. Z. Tierpsychol. **41**, 202–216.
ESTES, R. D. (1969): Territorial Behaviour of the Wildbeest *(Connochaetus taurinus)* Z. Tierpsychol. **26**, 284–370.
ESTES, R. D. (1974): Zebras offer clues to the way wild horses once lived. Smithonian **5**, 101–107.
FAGEN, R. M.; GEORGE, T. K. (1977): Play Behavior and Exercise in Young Ponies *(Equus caballus)*. Behav. Eco. Sociobiol. **2**, 267–269.
FAGEN, R. M. (1981): Animal Play Behavior. Oxford University Press.
FEIST, J. D. (1971): Behavior of Feral Horses in the Pryor Mountain Wild Horse Range. Master Thesis, University of Michigan.
FEIST, J. D.; MCCULLOUGH, D. R. (1976): Behavior Patterns and Communication in Feral Horses. Z. Tierpsychol. **41**, 337–371.
FRASER, A. F. (1980): The Ontogeny of Behaviour in the Foal. Appl. Anim. Ethol. **61**, 303–308.
GOLDSCHMIDT, B.; TSCHANZ, B. (1978): Soziale Organisation und Verhalten einer Jungtierherde beim Camargue-Pferd. Z. Tierpsychol. **46**, 372–400.
GOSLING, L. M. (1974): The Social Behaviour of Coke's Hartebeest *(Alcelaphus buselaphus cokei)*. In: The Behavior of Ungulates and its Relation to Management. Ed. by V. GEIST and F. WALTER. Morges, Switzerland.
GRZIMEK, B. (1944): Rangordnungsversuche mit Pferden. Z. Tierpsychol. **6**, 455–464.
GRZIMEK, B. (1949): Ein Fohlen, das kein Pferd kannte. Z. Tierpsychol. **6**, 391–405.
HOFFMANN, R. (1980): Soziale Strategien einer Population von verwilderten Pferden *(Equus caballus)* auf einer Insel in North Carolina, USA. Master Thesis, Universität Tübingen, FRG.
— (1982): Management Plan for the Feral Horse Population on Bird Shoal-Carrot Island, North Carolina. North Carolina Nature Conservancy.
— (1983a): Social Organization Patterns of Several Feral Horse and Feral Ass Populations in Central Australia. Z. Säugetierkunde **48**, 124–126.
— (1983b): The Development of Social Behavior in Immature Males of a Feral Horse Population. Dissertation Universität Tübingen, W. Germany.
IMANISHI (1950): Social Life of Semi-Wild Horses in Toimisaki III: Summary. Physiology and Ecology **4**, 28–29.
JARMAN, P. J.; JARMAN, M. V. (1974): Impala Behaviour and its Relevance to Management. In: The Behaviour of Ungulates and its Relation to Management. Ed. by V. GEIST and F. WALTER. Morges, Switzerland.
JOUBERT, E. (1972): Activity Patterns Shown by Mountain Zebra *(Equus zebra hartmannae)* in South West Africa with Reference to Climatic Factors. Zool. Afr. **7**, 309–331.
KEIPER, R. (1976): Social Organization of Feral Ponies. Proc. Pennsylvania Acad. Sc. **50**, 69–70.
KLINGEL, H. (1965): Notes on the Biology of the Plains Zebra, *Equus quagga boehmi*. E. Afr. Wildl. J. **3**, 86–88.
— (1969): Reproduction in the Plains Zebra, *E. burgchelli boehmi*: Behavior and ecological factors. J. Reprod. Fert. Suppl. **6**, 339–345.
— (1969): The Social Organization and Population Ecology of the Plains Zebra *(Equus quagga)*. Zool. Africana **4**.
— (1972): Handbuch der Zoologie VIII, 10. Teil.
— (1974): A Comparison of the Social Behavior of the Equidae. In: The Behavior of Ungulates and its Relation to Management. Ed. by V. GEIST and W. WALTER. Morges, Switzerland.
LE BOEUF, B. (1974): Male-male Competition and Reproductive Success in Elephant Seals'. Amer. Zool. **14**, 163–176.
LENARZ, M. (1980): The Feral Horses on Cumberland Island, Georgia. pers. comm.
LIN, D. (1983): Late Summer and Early Fall Grazing Habits of the Feral Horses on Bird Shoal-Carrot Island. Independent Study Project, Duke University Marine Lab.
MARTIN, R. D. (1972): A Preliminary Field Study of the Lesser Mouse Lemur *(Microcebus murinus)*. Fortschritte der Verhaltensforschung **9**, 43–89.
MCKNIGHT, T. (1958): The Feral Burrow in the United States: Distribution and Management. J. Wildl. Managem. **22**, 163–179.
MILLER, R.; DENNISTON II, R. H. (1979): Interband Dominance in Feral Horses. Z. Tierpsychol. **51**, 41–47.
MOEHLMAN, P. (1974): Behaviour and Ecology of Feral Asses *(E. asinus)*. Ph. D. thesis, Univ. of Wisconsin.
O'NEILL, T. (1980): pers. comm.
POLLOCK, J. (1979): pers. comm.

Rhymer, J. (1970): Social Behaviour of the Gower Ponies with Particular Reference to Social Organization. M. sc. Thesis; Univ. College Swansea.
Rubenstein, D. I. (1981): Behavioural Ecology of Island Feral Horses. Equine vet. J. **13,** 27–34.
Siegel, S. (1956): Nonparametric Statistics. McGraw-Hill.
Trumler, E. (1959): Das Rossigkeitsgesicht und ähnliches Ausdrucksverhalten bei Einhufern. Z. Tierpsychol. **16,** 478–488.
Tyler, S. (1969): The Behaviour and Social Organization of the New Forest Ponies. Dissertation, University of Cambridge, Cambridge U.K. 1969, quoted from Waring (1983).
— (1972): The Behaviour and Social Organization of the New Forest Ponies. Animal Behav. Monog. **5,** 85–196.
Van Lawick-Goodall, J. (1968): The Behaviour of Free-Living Chimpanzees in the Gombe Stream Reserve. Anim. Behav. Monog. **1,** 161–311.
Von Goldschmidt-Rothschild, B.; Tschanz, B. (1978): Soziale Organisation und Verhalten einer Jungtierherde beim Camargue-Pferd. Z. Tierpsychol. **46,** 372–400.
Waring, G. (1970): Primary Socialization of Foals *(E. caballus).* Bull. Ecol. Soc. Amer. **52,** 45.
Waring, G. (1972): Socialization and Behavioural Development of Newborn American Saddlebred Horses. Paper presented to Deutsche Veterinärmed. Gesellschaft, Freiburg, Br.
— (1983): Horse Behavior, Noyes Publications.
Wells, S.; von Goldschmidt-Rothschild, B. (1979): Social Behaviour and Relationships in a Herd of Camargue Horses. Z. Tierpsychol. **49,** 363–380.
Welsh, (1973): The Life of Sable Island Wild Horses. Canad. Nat. Fed. Apr.–June 7–14.
Wiley, H. (1980): Social Structure and Individual Ontogenies: Problems of Description, Mechanisms and Evolution. In: Perspectives in Ethology IV. Ed. by Bateson and Klopfer. Plenum Press.
Williams, M. (1974): Effect of Artificial Rearing on Social Behaviour of Foals. Equine Vet. J. **6,** 17–18.
Woodward, S. (1979): The Social System of Feral Asses *(E. asinus).* Z. Tierpsychol. **49,** 304–316.
Zeeb, K. (1958). Paarungsverhalten von Primitivpferden in Freigehegen. Säugetierkundl. Mitt. **6,** 51–59.
— (1959): Die Unterlegenheitsgebärde des noch nicht ausgewachsenen Pferdes *(E. caballus).* Z. Tierpsychol. **16,** 489–496.

Author's address: Dr. Rolf Hoffmann, Abt. Verhaltensphysiologie, Universität Tübingen, Beim Kupferhammer 8, D-7400 Tübingen

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

Der Cuvier-Schnabelwal *(Ziphius cavirostris)* im östlichen Mittelmeer

Von R. Kinzelbach

Institut für Zoologie der Technischen Hochschule Darmstadt

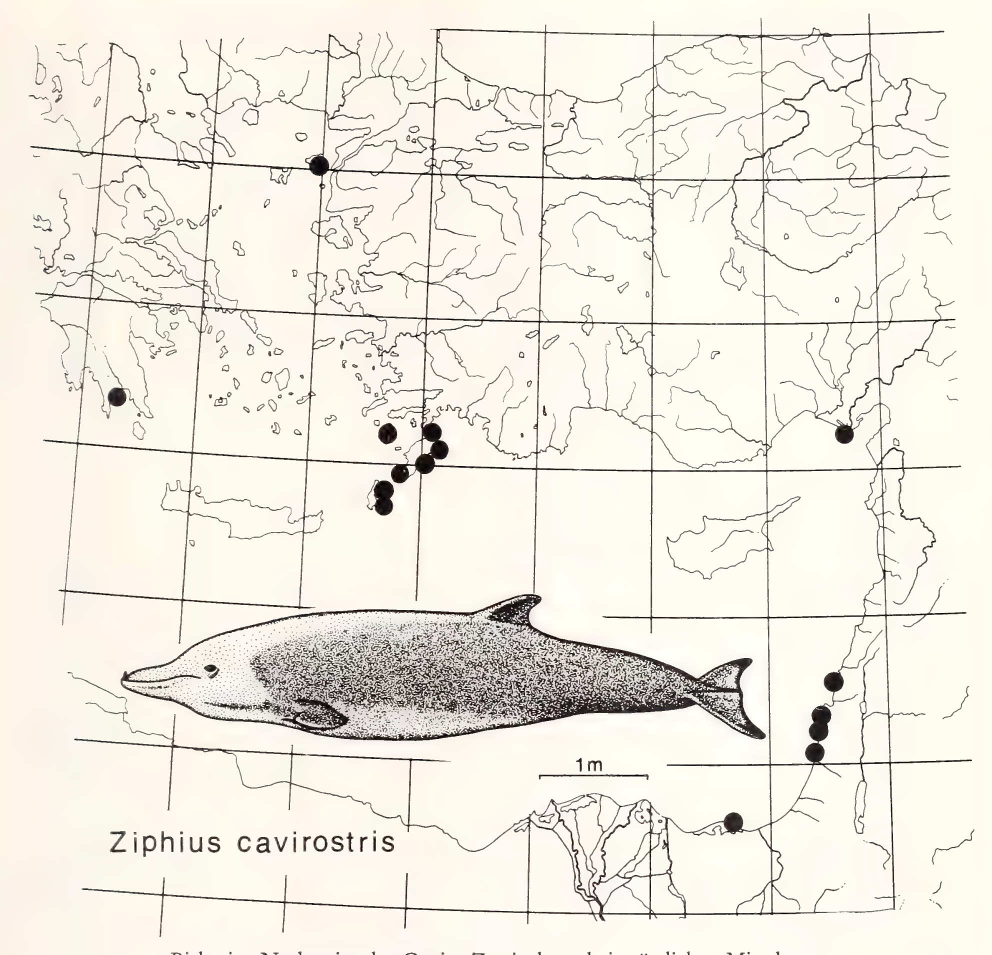
Eingang des Ms. 16. 4. 1985

Obwohl in einer sehr verstreuten Literatur für die östliche Mediterraneis 14 Arten von Walen (Cetacea) angegeben werden, liegt nur für ganz wenige mehr an Information vor als eine Aufzählung einiger Strandungen oder einzelner Belegstücke in öffentlichen Sammlungen. Für fast keine Art gibt es Untersuchungen über die Häufigkeit, Wanderungen, Fluktuationen oder weitere Einzelheiten der Biologie.

Viele Arten werden in Faunenlisten sogar nur genannt, ohne daß Belege nachgewiesen sind. Zu diesen zählte bis vor kurzem auch der Cuvier-Schnabelwal *Ziphius cavirostris* (Cuvier, 1823). Erst Bauer (1978) publizierte einen exakten Nachweis. Marchessaux

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5005-0314 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 314–316

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7



Bisherige Nachweise des Cuvier-Zweizahnwals im östlichen Mittelmeer

(1980) legte eine erste zusammenfassende Darstellung vor. Einige eigene Neufunde oder Hinweise (K) aus dem Mittelmeer östlich von 20° östlicher Länge werden mit dem älteren Material nachfolgend zusammengestellt.

Griechenland

1. Skelet aus dem Bereich von Rhodos (Nomos Dodekanisos), ohne nähere Daten, Aquarium von Rhodos. Vgl. Hinweis bei BAUER (1978: 271).
2. Skelet vom September 1954 von Kattawia, Rhodos (Nomos Dodekanisos), Aquarium von Rhodos (K).
3. Schädel aus dem Bereich von Rhodos (Nomos Dodekanisos), ohne nähere Daten, Aquarium von Rhodos (K).
4. Ein adultes und ein juveniles von Karpathos (Nomos Dodekanisos) 1963, präpariert im Aquarium von Rhodos (MARCHESSAUX 1980).
5. Schädel und Wirbel am 10. 4. 1965, Sandstrand westlich von Trinisa, etwa 7 km nordöstlich von Githion (Nomos Lakonias). Mangels Transportmittels war eine Bergung nicht möglich (K).

6. Ein Exemplar von ca. 6 m Länge, vor Karpathos (Nomos Dodekanisos) 1965 erlegt. Briefliche Mitteilung von Dr. NIKITAS POLEMIKOS vom 26. 12. 1965 (Karpathos/New York) (K).
7. Schädel von der Südküste von Rhodos (Nomos Dodekanisos) 1968 (MARCHESSAUX 1980).
8. Wirbel ca. 1968, vom östlichen Strand der Insel Rhodos (Nomos Dodekanisos), Mitteilung und Foto von Dr. NIKITAS POLEMIKOS (New York) (K).
9. Wirbel 1975 auf der Insel Tilos (Nomos Dodekanisos) (BAUER 1978).

Türkei

1. Strandung auf Imroz (Vilâyet Çanakkale) 1964 (MARCHESSAUX 1980).
2. Schädel, vor wenigen Jahren gefunden von Fischern bei Karataş (Vilâyet Adana), aufgenommen am 13. 09. 1982 (K).

Israel

1. Ohne Ort 1963 (MARCHESSAUX 1980).
2. Bet Yannay 1963 (MARCHESSAUX 1980).
3. Ras Haniqra 1966 (MARCHESSAUX 1980).
4. Bei Tel Aviv 1945 (MARCHESSAUX 1980).
5. Tantura (Dor) bei „Cleopatra's pool" 1979 (ILANI 1980; MARCHESSAUX 1980).

Ägypten

1. Kiefer eines Stückes von Sabkhat al-Bardawil auf der Sinai-Halbinsel (MARCHESSAUX 1980).

Der Cuvier-Schnabelwal ist Kosmopolit mit Ausnahme der Polarmeere. Im Mittelmeer war er vor BAUER (1978) in der wissenschaftlichen Literatur nur für den Westen genannt. Die maximale Länge beträgt 7–8 m. Auffallend sind zwei Zähne am Vorderende des spitzen Unterkiefers, die bei vorgenannten eigenen Strandfunden stets ausgebrochen oder abgesägt waren. Wichtigste Nahrung sind Tintenfische, die offensichtlich in den größeren Tiefen des Levantebeckens gefangen werden.

Die nunmehr bekannten Fundorte lassen erkennen, daß die Art potentiell im gesamten östlichen Mittelmeer auftreten kann. Die bisher ersichtlichen Häufungen fallen auf Gebiete besonders intensiver Sammel- bzw. Forschungstätigkeit (Rhodos, Tel Aviv).

Literatur

BAUER, K. (1978): Cuvier's Schnabelwal *Ziphius cavirostris* Cuvier 1823 im östlichen Mittelmeer. Ann. Naturhist. Mus. Wien **81**; 267–272.

ILANI, G. (1980): Beaked whale in Cleopatra's pool. Isreal-Land and Nature **5**; 81.

MARCHESSAUX, D. (1980): A review of the current knowledge of the cetaceans in the Eastern Mediterranean Sea. Vie Marine **2**; 59–66.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. R. KINZELBACH, Institut für Zoologie, Technische Hochschule, Schnittspahnstr. 3, D-6100 Darmstadt

BEKANNTMACHUNG

Die Internationale Kommission für Zoologische Nomenklatur teilt mit:
The following Opinion has been published by the International Commission on Zoological Nomenclature in the Bulletin of Zoological Nomenclature, vol. 42, part 2 on 27 June 1985:

Opinion No.
1320 (p. 175) *Hydrodamalis* Retzius, 1794 and *Manatus inunguis* Natterer in Pelzeln, 1883 (Mammalia, Sirenia): conserved.

BUCHBESPRECHUNGEN

Siewing, R. (Hrsg.): **Lehrbuch der Zoologie.** Bd. 2: Systematik. 3., völlig neubearb. Aufl. Stuttgart, New York: Gustav Fischer 1985. 1107 S., 1140 Abb., 32 Tab. DM 158,– ISBN 3-437-20299-5

Fünf Jahre nach Erscheinen des 1. ist nun der abschließende 2. Band des früheren „Wurmbach" in 3., völlig neubearbeiteter Auflage erschienen. 23 Mitarbeiter teilten sich die Bearbeitung, Herausgeber ist Siewing. Im Anschluß an eine kurze Einleitung, in der eindrucksvoll auf die Bedeutung der zoologischen Systematik verwiesen wird, insbesondere auf die Notwendigkeit einer ausreichenden Kenntnis der Vielfalt tierischer Erscheinungsformen als Basis für zoologische Teildisziplinen, folgen 4 Teile. Der 1. behandelt Erkenntnisgrundsätze der Biologie (23 S.), der 2. allgemeinere Grundlagen der Systematik (Abstammungsfragen, Radiation, Evolutionsregeln, Rudimentation, Funktionswechsel, etc., 34 S.). Im anschließenden 3. Teil, dem Kernstück des Buches, wird auf insgesamt 932 S. das Tierreich in Stämmen, Klassen und Ordnungen systematisch vorgestellt, repräsentative Arten selektiv erwähnt. Eine knappe Übersicht über die Zoogeographie (26 S.) wird im 4. Teil dargeboten. Literaturverzeichnis und umfangreiches Sachregister beschließen den Band.

Das gesamte Buch enthält eine außergewöhnlich große Fülle zoologischer Sachverhalte und Interpretationen in Text und Abbildungen. Deshalb ist es als zusammenfassendes Werk eine weitere Bereicherung unter den bestehenden Informationsquellen. Bedingt durch die große Anzahl der Mitarbeiter erscheint jedoch die Bearbeitung der einzelnen Kapitel unterschiedlich gelungen. Neben vielen, sehr schönen, knappen, gut verständlichen und beispielhaften Abschnitten können bei anderen mehrere Mängel nicht übersehen werden. Diese dürften besonders Studierende verunsichern. So ist vor allem der Wert mehrerer Abbildungen anzuzweifeln, da diese zu klein in der Darstellung, mit unsauberer Strichführung und nicht ausreichender Erklärung wenig Information vermitteln. Abbildungen ohne Unterschriften und Erklärungen, und Unterschriften von nicht vorhandenen Abbildungen sind darüber hinaus genauso verwirrend wie Widersprüche zwischen erklärendem Text und entsprechender Illustration und Textverweise auf nicht vorhandene Abbildungen. Als erschwerend für den Lernenden muß sich weiter auswirken, wenn gelegentlich Benennungen in Text und Abbildungen einander nicht entsprechen. Passagenweise auftretende, schwer verständliche Formulierungen und Druckfehler hätten ebenfalls vermieden werden können. Überraschend, und von fraglichem Wert erscheint darüber hinaus die Aufnahme der sagenhaften „Rhinogradentia" als Placentalia incertae sedis mit Text und Abbildung.

Es wäre wünschenswert, wenn in zukünftigen Auflagen nach kritischer Überarbeitung die erwähnten Mängel aus den entsprechenden Kapiteln getilgt werden könnten, damit der 2. Band in der Ausführung dem 1. nicht nachsteht. D. Kruska, Kiel

Owen-Smith, R. N.: **Management of large Mammals in African Conservation Areas.** Pretoria: Haum Educational Publ. 1983. 297 S., 44 Abb. Rd. 28.–. ISBN 0-7986-0951-6

Im vorliegenden Band sind die Beiträge eines 1983 gehaltenen Symposiums über die Erfahrungen und Aspekte des Wildlife Managements in den Nationalparks vornehmlich des südlichen Afrikas veröffentlicht. Die große Artenvielfalt der Großsäugetiere einerseits, das schnelle Bevölkerungswachstum und deren Armut andererseits lassen die Problematik eines Naturschutzes in Afrika deutlich werden.

In den 19 Beiträgen werden – oft an Beispielen erläutert – so unterschiedliche Themen wie eine Kontrolle des Huftierbestandes im Hinblick auf das botanische Ökosystem, detaillierte Untersuchungen einzelner Ökosysteme, das Pro und Contra des Hegeabschusses sowie die wirtschaftliche

Nutzung des Wildbestandes behandelt. Grundsätzliche Beiträge über die Zielsetzung der Nationalparks, die Methoden der Bestandskontrolle, den gesetzlichen Rahmen des Naturschutzes und dessen sozialpolitischer Aspekt runden diesen Band ab, der dem ökologisch Arbeitenden und am Wildlife Management Interessierten nicht nur wegen seiner Fallstudien, sondern auch als theoretische Grundlagenlektüre zu empfehlen ist. J. Lange, Berlin

Napier, P. H.: **Catalogue of Primates in the British Museum (Natural History).** Part III. Family Cercopithecidae subfamily Colobinae. London: British Museum (Natural History) 1985. 109 p. £ 35.–. ISBN 0-565-00894-3

Mit dem 3. Teil des Primaten-Kataloges des Britischen Museums von P. H. Napier liegen nun die Neuweltaffen und die altweltlichen Hundsaffen abgeschlossen vor. Teil 3 enthält den Katalog der Subfamilie Colobinae, einschließlich der Fossilformen. Der Katalog bringt für jedes Einzelstück Angaben über Geschlecht, Alter, Zugangs-Nr., Herkunft und Datum, Art des vorhandenen Materiales, usw. Kurze einführende Kapitel berichten über Taxonomie und Morphologie und über technische Daten. Ein knapper Beitrag von P. Andrews behandelt die Herkunft der Cercopithecoidea. Das Buch ist in Anbetracht der zu Grunde liegenden, bedeutenden Sammlung eine wichtige Informationsquelle, die für alle Primatologen von größtem Wert ist und für lange Zeit ihre Bedeutung behalten dürfte. Druck und Ausstattung sind von bester Qualität. D. Starck, Frankfurt/M.

Ott J. A.; Wagner, G. P.; Wuketits, F. M. (Hrsg.): **Evolution, Ordnung und Erkenntnis.** Berlin und Hamburg: Paul Parey 1985. 158 S., 14 Abb. DM 36,–. ISBN 3-489-62334-7

Die Rupert Riedl zum 60. Geburtstag gewidmete Festschrift enthält 9 Beiträge (10 Autoren) aus dem Arbeits- und Freundeskreis des Jubilars. Die Beiträge betreffen sehr verschiedene Themenkreise, kennzeichnen aber gut das sehr breite Interessenspektrum Riedls und die Fachdisziplinen überschreitende, allgemeine Bedeutung seiner Arbeiten. Zwei Beiträge diskutieren die Verwendbarkeit vergleichender Begriffsinstrumente (Homologie, Konvergenz u. a.) in der Ultrastrukturforschung und geben wichtige Hinweise auf Möglichkeiten und Grenzen der Nutzung von Ultrastrukturen für die Merkmalswertung. Eine prinzipielle Grenze zwischen verschiedenen Dimensionen besteht für die Gültigkeit allgemeiner Ordnungsprinzipien nicht. Die Entwicklung der Ökologie hat sich, wie Ott zeigt, ohne evolutionären Ansatz vollzogen. An einer Reihe von Beispielen (Coevolution, Symbiose, Systemstrategien) wird vorgeführt, daß heute eine tragfähige Synthese errreicht ist. Wuketits setzt sich mit der „systemtheoretischen Innovation der Evolutionslehre" auseinander und betont, daß die synthetische Evolutionstheorie als Ausgangsbasis ihre Bedeutung behält, wenn sie auch für den Einbau des Neuen offen bleibt. Es wird hervorgehoben, daß die Evolution kein linearer Prozeß ist, und daß „auf jeder Stufe der Evolution Regelungsmechanismen des Organismus mit der Umwelt in Wechselwirkung treten". Organismus und Umwelt bilden ein komplexes System von Wechselabhängigkeiten. Die Beiträge von Wagner (populationsgenetische Grundlagen) und Oeser (Informationsverdichtung als Ökonomieprinzip der Evolution) erweitern und vertiefen den vorangegangenen Beitrag. Müller demonstriert durch sorgfältige Analyse von experimentell erzeugten Skeletveränderungen an den Extremitäten von Hühnerembryonen, daß Folgeanpassungen an Muskeln und Bändern auch epigenetisch von dem Zustand, von dem sie Folgeanpassung sind, induziert werden; ein Phenomen, das interessanterweise in Parallele zu Befunden der vergleichenden Morphologie gesetzt werden kann. Im Schlußbeitrag (Medicus, Evolutionäre Psychologie) wird dargelegt, daß der ethologisch-stammesgeschichtliche Ansatz von K. Lorenz geeignet ist, Theoriekonflikte verschiedener psychologischer Schulen zu überwinden und unfruchtbare Spekulationen einzuengen.

Das Buch bietet jedem, der an evolutionsbiologischen und wissenschaftstheoretischen Problemen interessiert ist, eine präzise und gut lesbare Übersicht über den Stand der Diskussion zum Thema „Ordnungsgewinn im Lebendigen und Evolution der Erkenntnis". Es ist zugleich ein Musterbeispiel für die Überwindung von Fachgrenzen und eröffnet neue Wege zu einer aussichtsreichen Synthese.

D. Starck, Frankfurt/M.

Seymour, R. S. (ed.): **Respiration and metabolism of embryonic vertebrates.** Dordrecht: Dr. W. Junk publ. 1984. 445 pp. US $ 95.–. ISBN 90-6193-053-7

Die 29 Beiträge (45 Autoren) umfassen Vorträge eines Spezialsymposions des Internationalen Physiologen-Kongresses 1983 in Südaustralien und behandeln auf sehr breiter, vergleichender Grundlage für die fünf Hauptstämme der Wirbeltiere Fragen des Gasaustausches, des Wasserhaushaltes und der Wachstumsenergetik während der Embryonalentwicklung. Von den Beiträgen behandeln 2 Fische, 4 Amphibien (darunter ein wichtiger Beitrag über lungenlose Plethodontier), 5 Reptilien (darunter „Evolution der Viviparie"), 15 Vögel und 3 Säugetiere. Alle Beiträge berichten über neue Ergebnisse

und zeichnen sich durch sorgfältige und umfassende Berücksichtigung des Schrifttums aus, so daß mit diesem Buch erstmals eine breit gespannte Zusammenfassung des heutigen Kenntnisstandes auf einem höchst aktuellen und aufschlußreichen Gebiet der Physiologie des Embryonallebens vorliegt.

Im einzelnen sollen hier nur die Arbeiten über Mammalia referiert werden. MALONEY untersucht unter funktionellen Gesichtspunkten die Entwicklung der Respirationsorgane der Placentalia. Die Lufträume der sich entwickelnden Lunge sind zunächst mit Flüssigkeit gefüllt. Es handelt sich nicht um verschluckte Amnionflüssigkeit oder Ultrafiltrat des Plasmas, sondern um von sich entwickelnden Alveolarepithelzellen aktiv sezernierte Flüssigkeit. Das Zusammenspiel von Parenchymdifferenzierung, Aktivität der Brustwand (Zwerchfell) und intrapulmonale Spannung wird durch Experimente an Schafembryonen analysiert. HUGHES untersucht die Anpassungen für Atmung und Stoffaustausch an Ei und Fetalmembranen bei Monotremen und Marsupialia. Der Beitrag ist zugleich ein sehr nützlicher, zusammenfassender Bericht über die Frühentwicklung beider Gruppen und ergänzt die älteren Arbeiten (HILL/FLYNN) durch eine Reihe eigener neuer Befunde. Über Atmungsbedingungen und Gasaustausch im Marsupium von *Macropus eugenii* berichten RANDALL, GANNON, RUNCIMAN und BAULINETTE. Untersucht wurde die Gasspannung und der O_2- und CO_2-Gehalt in der offenen und experimentell verschlossenen Bruttasche mit Beuteljungen (1-30 d). Bemerkenswert ist, daß ein beachtlicher Austausch von Atemgasen durch die Innenwand des Beutels erfolgt. Das Jungtier atmet bereits von den ersten Lebenstagen durch die Lunge, Hautatmung kommt nicht vor. Histologische Befunde ergänzen die experimentell gewonnenen Daten.

Das Buch kann allen physiologisch interessierten Biologen dringend empfohlen werden. Die Ausstattung ist hervorragend. Der Preis dürfte aber einer weiten Verbreitung hinderlich sein.

D. STARCK, Frankfurt/M.

ELDRIDGE, N.; STANLEY, S. M. (eds.): **Living Fossils.** GINSBURG, R. N. (ser. ed.): Casebooks in Earth Sciences. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo: Springer-Verlag 1984. XI + 291 S., 72 Abb., 9 Tab., DM 138,–. ISBN 3-540-90957-5

'Living Fossils' ist der erste Band der Reihe 'Casebooks in Earth Sciences', in der jeweils zu unterschiedlichen Themen Fallstudien zusammengestellt werden, die vor allem als Informationsquelle gedacht sind, aber über das Ordnen von Problemen und Ergebnissen auch zu neuen Fragen und Zielen führen sollen.

Die Herausgeber des vorliegenden Bandes erläutern diese allgemeine Zielsetzung für den hier behandelten Themenkreis, der zur Analyse der Makroevolution beitragen soll am Beispiel lebender Fossilien, d.h. am Phänomen einer gehemmten Evolution. Hierfür werden zahlreiche Fallstudien vorgeführt, die die Auseinandersetzung mit verschiedenen Denkmodellen makroevolutionärer Prozesse fördern können. In Auswahl und Darstellung lebender Fossilien gibt es große Unterschiede von Autor zu Autor; das einzige Kriterum, das von den Herausgebern strikt vorgegeben wurde, um hier erfaßt werden zu können, ist große anatomische Ähnlichkeit einer lebenden Art mit einer fossilen, die sehr früh in der Geschichte der jeweiligen Verwandtschaftsgruppe auftritt. Die daran anschließenden Fragen (z.B. Verwandtschaftsbeziehungen, Diversität auf dem Artniveau heute und in geologischer Zeit, heute besetzte ökologische Nischen, Verbreitungsbild in Raum und Zeit) konnten nicht in allen Fällen gleichmäßig beantwortet werden.

Neben Beispielen aus dem Bereich der Wirbellosen sind Wirbeltiere durch 18 Fallstudien belegt; acht entfallen allein auf Säugetiere aus ganz verschiedenen Ordnungen: Macrosceliden, Baumhörnchen, Spitzhörnchen, Koboldmakis, weitere Primaten, Wiederkäuer und Tapire werden abgehandelt. Zwangsläufig gilt ein ganz unterschiedliches stammesgeschichtliches Alter für ein lebendes Fossil. So ist ein Alter von 20 Millionen Jahren für *Rhynchocyon* und eines von nur 10–15 Millionen Jahren für *Macaca,* eine Primatengattung, die hier nach verschiedenen Kriterien als lebendes Fossil eingestuft wird, wenig im Vergleich zu der bis zum Perm zurückreichenden Zeitspanne, die z.B. für Knochenhechte gilt. Die Begründung für die Einstufung als lebendes Fossil ist von Fall zu Fall unterschiedlich. So führt JANIS für Tapire und Zwergböckchen sehr viele Gesichtspunkte auf. Beide Gruppen sind als Relikte eozäner Vielfalt und weiter Verbreitung zu bezeichnen. Da sie seit damals im gleichen – heute eingeschränkten – Habitat verblieben sind, kann man sie in ihrer Evolution als „eingefroren" bezeichnen. Als Beweis werden räumliche und artliche Einengungen, Zahnstudien, die auf gleiche Nahrung bei heutigen und früheren Formen schließen lassen, und sehr ursprüngliche Verhaltensweisen der heute lebenden Arten angeführt. Andererseits kommt SCHWARTZ zu dem Schluß, daß *Tarsius* kein lebendes Fossil ist, denn "the 'living fossil' has no fossil record!" (S. 47).

In den Schlußbeiträgen versuchen ELDRIDGE und STANLEY das Phänomen ‚Lebendes Fossil' zu erklären. Sie gelangen in Übereinstimmung mit den vorgelegten Fallstudien und abweichend von SIMPSON's gradualistischem Konzept unterschiedlich schneller Evolutionsschritte zu der Auffassung, daß eine Verwandtschaftsgruppe aufgrund verschiedener Faktoren eine lange geologische Zeit überdauern kann: „They are simply champions at warding off extinction" (STANLEY, S. 280). Nach dieser punctualistischen Ansicht sind lebende Fossilien allgemein zu erwarten; es ist allerdings nicht zu erklären, warum sie in einigen systematischen Gruppen besser vertreten sind als in anderen.

Die einzelnen mit umfangreichen Literaturangaben versehenen Beiträge vermitteln, wie eingangs gefordert, viele Informationen, die zur sachgerechten Diskussion von Evolutionsfragen wichtig sind.

D. Heinrich, Kiel

Schröpfer, R.; Feldmann, R.; Vierhaus, H. (Hrsg.): **Die Säugetiere Westfalens.** Abh. Westfäl. Mus. Naturkde. 46. Jhrg. Münster: Westfälisches Museum für Naturkunde 1984. 393 S.; 76 Karten; 93 Tab., DM 36,–. ISBN 3-924590-04-4

Nach 15jähriger Tätigkeit der Westfälischen Arbeitsgemeinschaft für Säugetierkunde wird im vorliegenden Buch das Ergebnis vorgelegt: eine moderne, überwiegend detaillierte und gut belegte faunistische Erfassung der Säugetierarten von Westfalen. Das Buch ist in zwei Teile gegliedert. Gegenstand des allgemeinen Teils sind: methodisches Vorgehen, Geschichte der Bestrebungen, die Fauna Westfalens zu erfassen und Kennzeichnung der naturräumlichen Gliederung. Ergebnisse der Untersuchungen zusammenfassend wird darüber hinaus auf Bestandsgefährdungen eingegangen und für verschiedene Arten Gefährdungskategorien erstellt. Wasserspitzmaus, Eichhörnchen, Dachs, Iltis und Baummarder sind durch deutlichen Bestandsrückgang potentiell gefährdet, desgleichen Feldspitzmaus, Siebenschläfer, Haselmaus, Brandmaus und Kleinwühlmaus, Arten, deren Arealgrenzen durch die beschriebene Region verlaufen und nur inselartige Vorkommen zeigen sowie schwankende Bestandsgrößen.

Der spezielle Teil enthält die Artmonografien, die im wesentlichen nach einheitlichem Schema gegliedert sind: Verbreitung und Vorkommen, Bestand und Bestandsentwicklung, Habitat, Feinde, Jahresrhythmus, Fortpflanzung, Maße und Gewichte und zusätzliche Angaben. Die Darstellung des Verbreitungsmusters erfolgt nicht in Form von Einzelnachweisen, sondern nach der Methode der Gitternetzkarte. Meßtischblatt-Quadranten dienen dabei als topografische Einheiten. Insgesamt werden 9 Insectivora-, 20 Chiroptera-, 2 Lagomorpha-, 22 Rodentia-, 15 Carnivora- und 7 Artiodactyla-Arten besprochen; eingebürgerte Arten mit stabilen Populationen (Burunduk, Bisam, Nutria, Waschbär, Farmmink, Sikahirsch, Damhirsch, Mufflon) und in historischer Zeit erloschene Vorkommen (Biber, Wolf, Braunbär, Fischotter, Wildkatze, Luchs, Elch) sind darin enthalten.

Die langjährigen Bemühungen der Arbeitsgemeinschaft und die kritische Bewertung der momentanen Situation durch die Sachbearbeiter werden in beeindruckender Weise dokumentiert. Das Buch regt zur Nachahmung für andere Regionen an und kann allen Interessenten empfohlen werden.

D. Kruska, Kiel

King, C.: **Immigrant Killers.** Introduced predators and the conservation of birds in New Zealand. Oxford, Melbourne, Auckland: Oxford University Press 1984. 224 p., 7 tables. $ NZ 50.00 hardback, $ NZ 32.50 paperback. ISBN 0-19-558121-0

Ökologische Folgen von Expansionen menschlicher Siedlungen und menschlicher Interessen für bestimmte Biozönosen stehen heute im Vordergrund wissenschaftlicher und öffentlicher Diskussionen, wenn es darum geht, regional begrenzte besondere Landschaftstypen und deren Ökosysteme naturnah zu erhalten. Vergleichbare Auswirkungen in Großräumen können hingegen weitaus stärker beeindrucken. An Beispielen von vielen Inseln haben sich mit dem Erscheinen des Menschen fatale Folgen für besondere endemische Raritäten der rezenten Fauna nachweisen lassen. Im vorliegenden Buch ist die Situation auf Neuseeland Gegenstand der Analyse.

Carolyn King, bekannt durch ihre Studien an Musteliden in Großbritannien und Neuseeland, schildert die historisch belegten Veränderungen der Fauna von Neuseeland, insbesondere im Hinblick auf primäre und sekundäre Auswirkungen menschlicher Besiedlung dieser Region auf die endemische Vogelwelt. Zunächst wird auf die Entstehungsgeschichte der Inseln eingegangen, und viele der archaischen Faunenelemente sowie die Fülle flugunfähiger Vogelarten werden gekennzeichnet. Anschließend schildert die Autorin die sog. polynesische Periode (8.–18. Jhr.), eine Zeit, in der die Maori-Jäger bereits mehrere Arten (u. a. etwa 11 *Moa*-Species) ausgerottet bzw. erheblich reduziert hatten. Die folgende, sog. frühe europäische Periode (1769–1884) war zunächst von Robben- und Walfang geprägt, später durch Entwaldungen und Invasionen von fremden Faunenelementen, in erster Linie Ratten und verwilderte Haustiere, die erheblichen Schaden unter der endemischen Vogelwelt anrichteten. Berühmtes und traurigstes Beispiel lieferte die Katze des Leuchtturmwärters von Stephen Island, die an einem einzigen Tag die letzten 22 Individuen einer bis dahin unbekannten wenig flugfähigen Art *Xenicus lyalli* entdeckte und ausrottete. Die spätere europäische Periode (1884–1984) ist durch gezielte Auswilderungen von Kaninchen gekennzeichnet und deren Expansion sowie Bekämpfung durch Massenfreilassungen von importierten Mauswieseln, Hermelinen und Frettchen. Auswilderungen anderer Säugerarten erfolgten zusätzlich. Die momentane Situation, Probleme des Wildlife Management und vergleichbare Verhältnisse auf anderen Inseln werden in abschließenden Kapiteln dargelegt.

Insgesamt liegt eine schöne, informative und zusammenfassende Darstellung vor mit vielen Belegen, Dokumenten und Zahlenangaben.

D. Kruska, Kiel



Erscheinungsweise und Bezugspreis 1985: 6 Hefte bilden einen Band. Jahresabonnement Inland: 270,– DM zuzüglich 13,80 DM Versandkosten, Gesamtpreis 283,80 DM einschließlich 7 % Mehrwertsteuer. Jahresabonnement Ausland: 270,– DM zuzüglich 24,– DM Versandkosten. Das Abonnement wird zum Jahresanfang berechnet und zur Zahlung fällig. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht spätestens am 15. November eine Abbestellung im Verlag vorliegt. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 50 (1985) 5, 249–320
InterCode: ZSAEA 7 50 (5), 249–320 (1985)

Vol. 50 (6), 321–384, Dezember 1985 ISSN 0044-3468 C 21274 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

INTERNATIONAL JOURNAL OF MAMMALIAN BIOLOGY

Organ der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde



Verlag Paul Parey Hamburg und Berlin

This journal is covered by Biosciences Information Service of Biological Abstracts, and by Current Contents (Series Agriculture, Biology, and Environmental Sciences) of Institute for Scientific Information

---

Die Zeitschrift für Säugetierkunde veröffentlicht Originalarbeiten und wissenschaftliche Kurzmitteilungen aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur sowie die Bekanntmachungen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Verantwortlicher Schriftleiter im Sinne des Hamburgischen Pressegesetzes ist Prof. Dr. Harald Schliemann.

Manuskripte: Manuskriptsendungen sind zu richten an die Schriftleitung, z. Hd. Prof. Dr. Dieter Kruska, Institut für Haustierkunde, Biologie-Zentrum, Neue Universität, Olshausenstr. 40–60, D-2300 Kiel. Für die Publikation vorgesehene Manuskripte sollen gemäß den „Redaktionellen Richtlinien" abgefaßt werden. Diese Richtlinien sind in deutscher Sprache Bd. 43, H. 1 und in englischer Sprache Bd. 43, H. 2 beigefügt; in ihnen finden sich weitere Hinweise zur Annahme von Manuskripten, Bedingungen für die Veröffentlichung und die Drucklegung, ferner Richtlinien für die Abfassung eines Abstracts und eine Korrekturzeichentabelle. Die Richtlinien sind auf Anfrage bei der Schriftleitung und dem Verlag erhältlich.

Sonderdrucke: Anstelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Wissenschaftlichen Kurzmitteilungen 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Fortsetzung 3. Umschlagseite

 Verlag: Paul Parey, Hamburg und Berlin. Anschriften: Spitalerstr. 12, D-2000 Hamburg 1; Lindenstr. 44–47, D-1000 Berlin 61. – Printed in Germany by Westholsteinische Verlagsdruckerei Boyens & Co., D-2240 Heide/Holst.

Circadian and ultradian rhythms of activity and O_2-consumption in three nocturnal Marsupialian species: *Petaurus breviceps*, Phalangeridae; *Dasyuroides byrnei*, Dasyuridae; *Monodelphis domestica*, Didelphidae

By Sabine Kleinknecht, H. G. Erkert and J. E. Nelson

Receipt of Ms. 20. 5. 1985

Abstract

Carried out were simultaneous recordings of activity and O_2-consumption in three nocturnal Marsupialian species *(Petaurus breviceps, Dasyuroides byrnei, Monodelphis domestica)* in the laboratory in order to obtain information about the circadian and ultradian organization of both parameters. In *Pb*, body temperature was recorded telemetrically, too. In a LD 12:12 (200:10^{-1} lx) the average 24-h-pattern of activity and O_2-consumption in *Pb* is usually bimodal, showing an increase of both parameters right after the beginning and a decline just before the end of the D-phase. The average daily pattern of activity and O_2-consumption of *Db* is characterized by a more gradual increase after the onset and decrease before the end of the D-phase. In *Md* the average 24-h-pattern of both parameters is multimodal with 3 to 4 peaks. Both activity and O_2-consumption also show a marked ultradian rhythm during D-phase in all three species. While *Pb* is active exclusively during the D-phase and has a constantly low level of activity and O_2-consumption during L-phase, in *Db* both parameters can show ultradian variations during the L-phase as well. The masking effects of high light intensities are low in *Db*, whereas in *Pb* and *Md* short light pulses of 2 h when applicated during the activity phase produce strong negative masking effects on activity and O_2-consumption. The species-specific differences found in the circadian and ultradian organization of the parameters measured in the three Marsupialian species can be interpreted as adaptations to different life strategies.

Introduction

Many of the behavioral and physiological parameters recorded in chronobiological studies show pronounced species-specific differences in their time course and response characteristics to environmental stimuli. Although the advantages of an endogenous temporal adaptation of an organism to its periodically changing environment are evident (Enright 1970; Daan 1981), attempts to correlate species-specific characteristics of circadian rhythms with the ecological situation of the respective species are made relatively rarely. Erkert and Kracht (1978), who studied the variability of the freerunning circadian period, the resynchronization rate and the range of entrainment of the activity rhythm in five neotropical bat species, found that the insectivorous species *Molossus molossus* and *Molossus ater* showed a high flexibility in all three parameters as compared with the three frugivorous Phyllostomid species *Phyllostomus discolor, Glossophaga soricina* and *Sturnira lilium.* The authors discuss the high degree of plasticity of the circadian system of the insectivorous species as an adaptation to their food niche: predators should be able to adjust their activity rhythm to the activity rhythm of their prey. Kenagy and Vleck (1982), who compared the daily pattern of resting metabolic rate in 18 small mammalian species, found different 24-h-patterns of resting metabolic rate in species from different habitats: fossorial species like pocket gopher *(Thomomys talpoides)* and moles *(Scapanus townsendii, Scapanus orarius)* exhibit a rather small circadian variation of resting metabolic rate as compared with species, which are exposed to the outer light-dark-cycle.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5006-0321 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 321–329

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

By studying the characteristics of the circadian system of the three nocturnal Marsupialian species *Petaurus breviceps (Pb), Dasyuroides byrnei (Db)* and *Monodelphis domestica (Md)* in the laboratory, we intend to find out whether these species differing in food niche as well as in habitat, exhibit differences in the organization of their circadian systems, which can be correlated with their different "ways of life". The Australian gliding phalanger *Pb* is omnivorous and feeds on fruit, tree-exudates and insects. It lives arboreal in social nesting communities and has a well-developed olfactory communication system (SCHULTZE-WESTRUM 1965; SMITH 1980). *Db* is living in the deserts and grass-lands of Central Australia and feeds on small mammals and insects. It has been trapped in burrow complexes with a number of closely grouped entrance holes (ASLIN 1974). The South American *Md* is terrestric to semiarboreal and builds nests among rocks and in logs. It feeds on small animals and insects, but takes fruit and seeds, too (WALKER 1968).

The recordings of the daily course of activity, O_2-consumption and in *Pb* of body temperature, too, which are presented in this paper, were to show whether the three species exhibit differences in the daily pattern of these parameters, and furthermore should provide some basical information for further studies concerning the synchronization and resynchronization behavior of the underlying circadian systems. As the actual value of a physiological parameter showing circadian variations is not only determined endogenously by its circadian time course, but results from inhibiting or amplifying so-called masking effects of external factors as well, we also studied the masking effect of light on the circadian rhythms of activity and O_2-consumption.

Materials and methods

The experiments were carried out with two male and two female *Pb* and *Db* and with one male and one female *Md*. During the experiments the animals were housed individually in small wire-mesh cages (20 × 25 × 28 cm), placed in an acrylic metabolic chamber. The cages were furnished with nestboxes from which front and back plate were removed to guarantee a continuous air flow.

The animals were provided daily at varying times with food and water ad libitum. *Pb* was fed with a mush of condensed milk, honey and gruel, furthermore with a mixture of fruit and vegetables, occasionally supplemented by *Tenebrio*-larvae or boiled egg. *Db* was fed with *Tenebrio*-larvae, young mice and boiled egg, *Md* with young mice, boiled egg, fruit and vegetables. To avoid deficiencies, vitamins and restoratives were added (Murnil, Bayer; Osspulvit, Madaus; Protovita, Roche; Vitakalk, Marienfelde).

As entraining Zeitgeber a squarewave-LD with 12 h light of 200 lx and 12 h darkness of 10^{-1} lx for *Pb* and *Db* and of 10^{-3} lx for *Md* was used. Ambient temperature was 25 ± 1 °C in all experiments.

The animals' activities were recorded by an electroacoustical method designed by BAY (1976). The substrate-conducted sounds produced by the animals' activities were picked up by special microphones (Merula TVJ-XL) and used to trigger series of squarewave pulses via an amplifier circuit set-up. A computer-controlled data collection device (Demel V224, Apple IIE) added these pulses and stored and printed out the results in 5- and 15-min-intervals.

O_2-consumption was measured continually in an open-flow oxygen-analyzing system (Hartmann und Braun, Magnos 2T). The flowrate was 44 l/h. The baseline was corrected once a day during feeding time. The animals were weighted before and after an experiment. For the calculations of average O_2-consumption (ml 02/g · h) during L- and D-phase the mean body weight was used. Since in a few longer-lasting experiments the body mass varied up to 20 %, in Figures 1, 2, 4, 5 the individuals' O_2-consumption was plotted in ml/h only. All values are reduced to standard conditions (0 °C, 760 Torr). In *Pb*, the largest of the three species, the body temperature was measured telemetrically by miniature transmitters (Mini-Mitter, Mod T), which were embedded in paraffine (Elvax) and implanted i.p. under Ketamine-anaesthesia (Ketanest, Parke-Davis, 70–100 mg/kg). The transmitter signals were picked up with a CB-walkie-talkie and decoded by a microprocessor (M6502) set-up (BAIER). Body temperature was recorded in 5-min-intervals.

Results

In a LD 12:12 all three species exhibit a marked daily variation in the level of activity and O_2-consumption. For each animal studied Fig. 1 shows the daily course of the two respectively three parameters as averaged in one-hour-intervals over at least five successive days. *Pb* (top) is active nearly exclusively during D-phase. Three of four animals show a bimodal pattern of activity and O_2-consumption with maximal values of both parameters right after the beginning and shortly before the end of the D-phase. One animal exhibits an unimodal pattern of activity and O_2-consumption. The increase of O_2-consumption during D-phase averages 38.5 % referring to L-values (100 %). The mean body temperature in the male *Pb*-individual is 36.0 ± 0.2 °C during L-phase and 37.0 ± 0.1 °C during D-phase, the average maximum-minimum-range amounts to 2.6 °C. In Tb-recordings carried out in another experiment without simultaneous measurements of O_2-consumption, the mean Tb of a female *Pb* was 36.1 ± 0.2 °C during the L-phase and 37.1 ± 0.2 °C during the D-phase. Here the average maximum-minimum-range amounted to 2.2 °C.

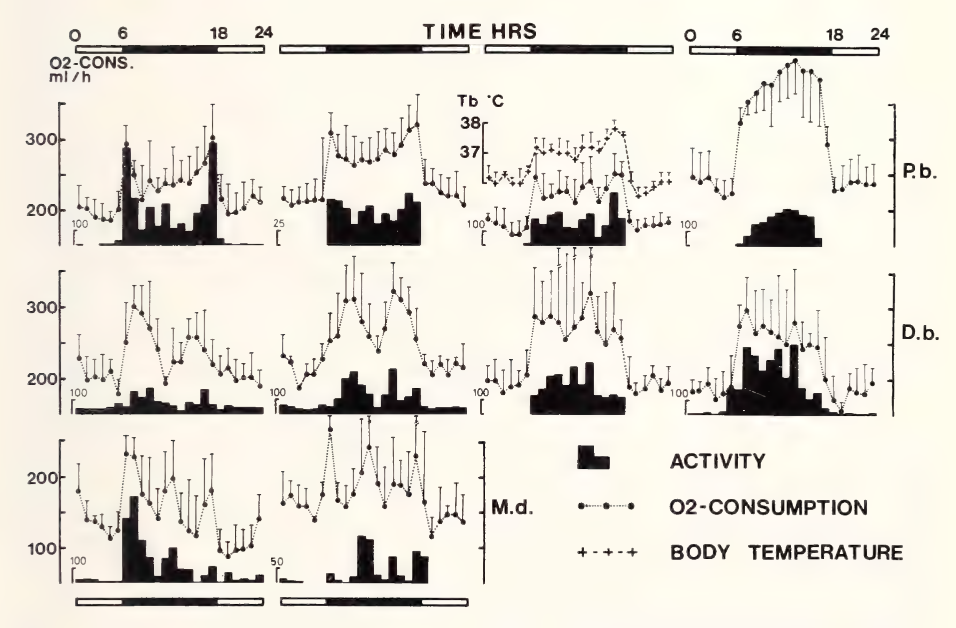


Fig. 1. Average 24-h-patterns of activity, O_2-consumption (± SD) and body temperature (± SD) in 4 *Petaurus breviceps* (top, from left to right: *Pb* 21, female, 165g; *Pb* 23, female, 193g; *Pb* 20, male, 141g; *Pb* 14, male, 153g), 4 *Dasyuroides byrnei* (middle: *Db* 15, female, 108g; *Db* 16, female, 113g; *Db* 21, male, 113g; *Db* 24, male, 129g) and 2 *Monodelphis domestica* (bottom: *Md* DO, female, 104g; *Md* AL, male, 140g) in a LD 12:12 of $200:10^{-1}$ lx for *Pb* and *Db*, and of $200:10^{-3}$ lx for *Md*. The data present hourly mean values of at least 5 days lasting registrations of the respective parameters

In *Db* the average pattern of activity and O_2-consumption is characterized by a gradual increase of both parameters after the beginning and a gradual decline before the end of the D-phase. The curves show two or three peaks in O_2-consumption. The average nocturnal increase amounts to 37.7 % (L = 100 %). Although in all test-animals the center of gravity of activity and O_2-consumption occurs in the D-phase, mainly the female Dasyuroids are active during the L-phase, too. In *Md* the average daily pattern of activity and O_2-consumption has three peaks. Maximal values of O_2-consumption occur just after the

beginning of the D-phase. The average increase of O_2-consumption during the D-phase equals 29 % (female) and 44 % (male).

In recordings of O_2-consumption carried out to determine standard metabolic rate, resting metabolic rate or average daily metabolic rate, the values of O_2-consumption per g body mass are compared. Therefore in Fig. 2 for each individual studied the overall mean values of O_2-consumption during the D- and L-phase of a LD 12:12 in ml O_2/g · h are summarized.

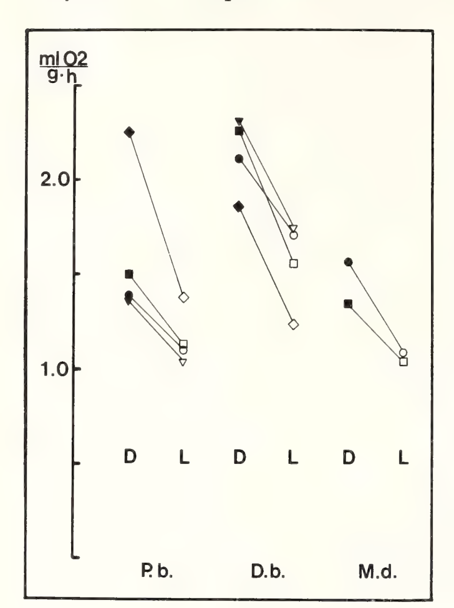


Fig. 2. Average O_2-consumption in ml O_2/g·h during the L- and D-phase of a LD 12:12 of 200:10^{-1} lx for 4 *Petaurus breviceps* and 4 *Dasyuroides byrnei* and of 200:10^{-3} lx for 2 *Monodelphis domestica*

If instead of hourly mean values averaged over several days consecutive 15-min-values of activity and O_2-consumption are plotted (Fig. 3), it becomes evident, that in all three species activity is not displayed continually, but that its course is characterized by a striking short-term oscillation. Each activity bout is paralleled by an increase in O_2-consumption, during the short-rest-times O_2-consumption, and in *Pb* body temperature as well, declines. In *Pb*, which is active only during the D-phase, O_2-consumption and Tb hardly show any short-term variations during the L-phase of the entraining LD 12:12. All three parameters remain on a constantly low level. In contrast to this, *Db* exhibits short-term variations both during D- and L-phase. The amount of short-term oscillations of activity and O_2-consumption during L-phase ist varying individually. As shown in Fig. 3, middle, where original data of two different registration periods from a female *Db* are combined, even within the same individual this short-term pattern during L-phase can vary considerably. In the first two days plotted, the short-term rhythmicity of activity and O_2-consumption during L-phase is less pronounced than during the following two days of another registration period carried out later on. Here under identical LD-conditions activity and O_2-consumption reveal a pronounced short-term rhythmicity throughout the whole day. The tendency to longer lasting periods with such a polyphasic pattern of activity and O_2-consumption were obvious in the other *Db*-individuals, too. In *Md* the short-term rhythmicity of activity is characterized by rather long short-rest-times, in which O_2-consumption is low. Activity bouts during L-phase only occur occasionally.

To be able to compare the nocturnal short-term pattern in O_2-consumption of the three species, the average number of peaks in O_2-consumption per D-phase of the LD 12:12 was determined. For that purpose the mean O_2-consumption was calculated for each D-phase from the original data. All values exceeding this mean were regarded as bouts, all below were considered as short-rest-times. The resulting peak numbers were averaged over all experimental days and all individuals of a species. With 6.1 bouts of O_2-consumption per D-phase *Pb* proved to have the highest frequency; *Db* had 5.1 and *Md* only 4.3 bouts per D-phase.

In constant illumination conditions of 10^{-1} lx (Fig. 3, days 6–10), the species-specific pattern of activity and O_2-consumption in *Pb* and *Db* corresponds to that in LD. *Pb* continues showing a marked change of a circadian activity phase composed of activity bouts and short-rest-times and a circadian rest-time with a constantly low level of activity

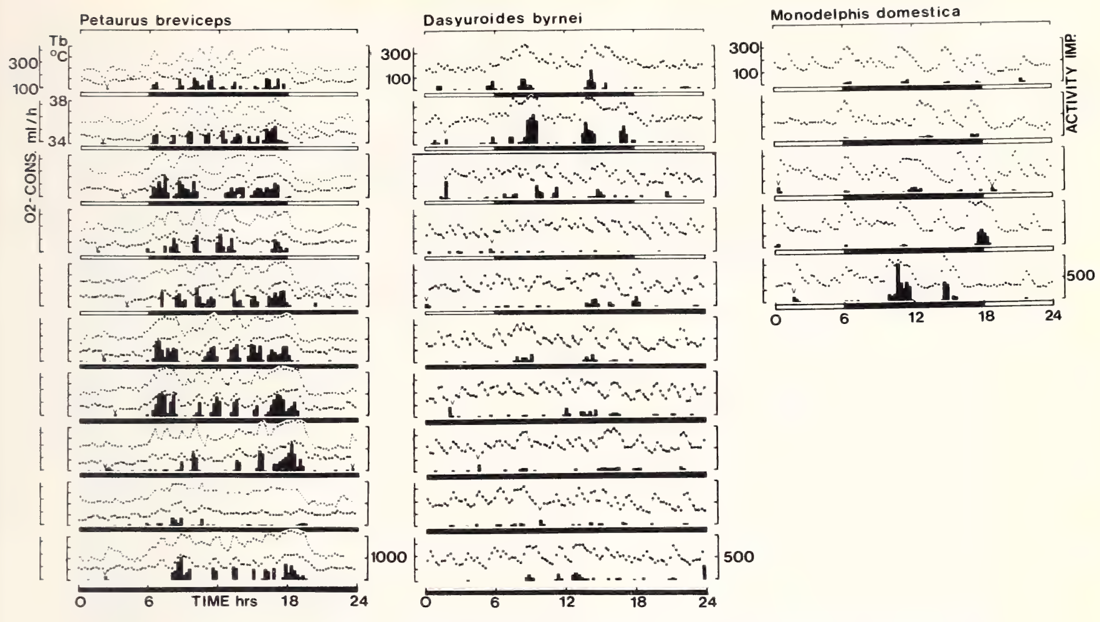
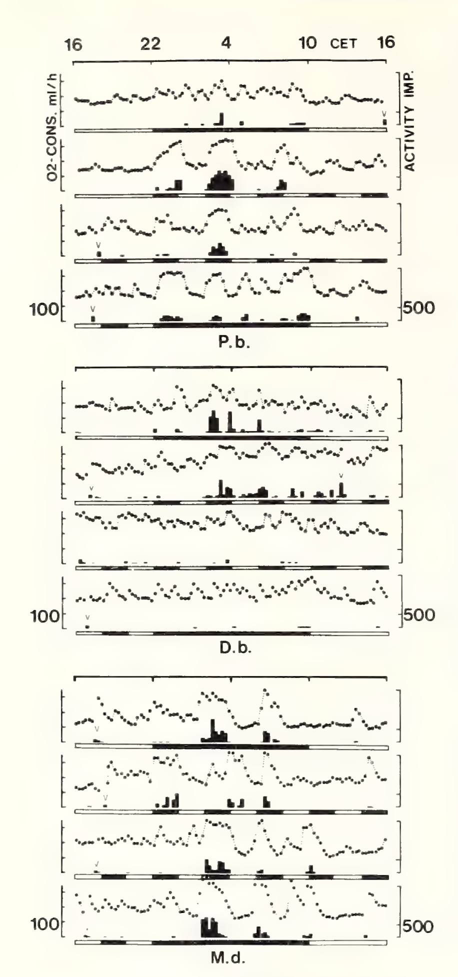


Fig. 3. Circadian and ultradian periodicity of activity (histograms), O_2-consumption (dots) and body temperature (crosses) of a male *Petaurus breviceps* (left, 141g), a female *Dasyuroides byrnei* (middle, 113g) and a male *Monodelphis domestica* (right, 140g). The registrated parameters are presented in 15-min-intervals. *Pb*: 5 successive days in LD 12:12 ($200:10^{-1}$ lx) followed by 5 successive days in LL (10^{-1} lx). *Db:* days 1–5 in LD 12:12 ($200:10^{-1}$ lx) and days 6–10 in LL (10^{-1} lx). Days 1 + 2 and days 3–10 are taken from different registration periods. For further explanation see text. *Md:* 5 successive days in LD 12:12 ($200:10^{-3}$ lx)

and O_2-consumption. All three rhythms freerun internally synchronized with a period length of $\tau = 24.2$ h. The *Db*-female during the LL-period exhibits a similar polyphasic pattern as in the preceeding LD 12:12.

In order to test to what extent the daily course of activity and O_2-consumption in the three Marsupialian species can be modified by masking effects of light, two individuals of each species were exposed to a 48-h-lasting high-frequency LD-regime of 2 h light to 2 h darkness. The stronger the masking effect of high light intensity, the more activity and O_2-consumption should be reduced during the short-L-phases. Fig. 4 shows the reaction of one individual of each species to this short-term changes in illumination. In the *Pb*-female in the subjective night activity and O_2-consumption are much higher during the short-D-phases than during the short-L-phases. In contrast to this, during the subjective day the course of activity and O_2-consumption is little influenced by the short LD-cycles. In the *Md*-male the two parameters behave in a similar way. The *Db*-female on the other hand neither during the subjective night nor during the subjective day does show a marked decline of activity and O_2-consumption during the short-L-phases. Nevertheless the pattern of activity and O_2-consumption remains polyphasic. Fig. 5 summarizes the results of this experiment for all individuals studied. The bars indicate how many per cent the O_2-consumption is higher in the short-D-phases than in the short L-phases, once for the subjective nights (dark bars), once for the subjective days (hatched bars) of the successive two experimental days. In *Pb* the pronounced masking effect of the higher light intensity depends on the circadian phase: in the subjective night O_2-consumption declines during the short-L-phases, whereas in the subjective day there is nearly no reaction to the changes in light intensity. In *Db* the very low masking effect of light seems to be independent of the circadian phase hidden by the short light pulses. The two *Md*-individuals react differently:



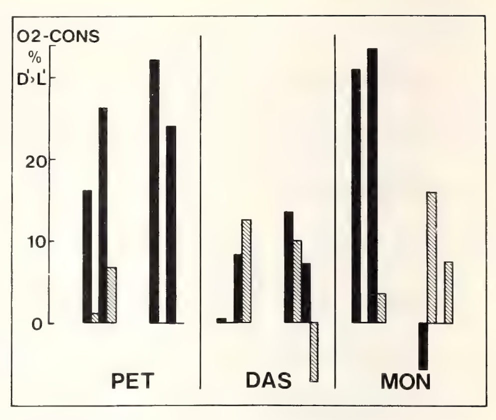


Fig. 5. Masking effect of a 48-h-lasting LD 2:2 of 200:10^{-1} lx in *Petaurus breviceps* and *Dasyuroides byrnei*, and of 200:10^{-3} lx in *Monodelphis domestica* on the 24-h-pattern of O_2-consumption. The animals were previously entrained to a LD 12:12. For each individual studied the histograms show how many per cent the O_2-consumption is higher during the short-D-phases than during the short-L-phases of the subjective nights (dark bars) and the subjective days (hatched bars) of the two successive experimental days

Fig. 4. Masking effect of light on the 24-h-pattern of activity (histograms) and O_2-consumption (dots) in a female *Petaurus breviceps* (top, 190g), a female *Dasyuroides byrnei* (middle, 111g), and a male *Monodelphis domestica* (bottom, 140g). Subsequent to a LD 12:12 (200:10^{-1} lx in *Pb* and *Db*, and 200:10^{-3} lx in *Md*) the animals were exposed for 48 h to a high frequent LD 2:2 of equal L and D-illumination intensities, then the LD 12:12-regime was re-established

while the male -like *Pb*- shows higher values of O_2-consumption in the short-D-phases of the subjective night and no light induced variations of O_2-consumption during the subjective day, the female does not react to the short LD-changes in a consistent manner.

Discussion

In a LD 12:12 the average daily pattern of activity and O_2-consumption in our three nocturnal Marsupialian species from different habitats and with differnt food-niches are differing considerably. While in *Pb* both parameters increase right after the beginning, decline just before the end of the D-phase and mostly show a bimodal pattern, the average pattern of activity and O_2-consumption in *Db* is characterized by a gradual nocturnal increase and decline. The unimodal pattern seems to be superimposed by two or three peaks. *Md* has a more or less trimodal average pattern of activity and O_2-consumption.

Part of the nocturnal increase of O_2-consumption (and in *Pb* of body temperature as well) in all three species is due to a masking effect of activity on O_2-consumption values. Because of the low level of standard metabolic rate in Marsupials on one hand (*Pb:* 0.74 ml O_2/gxh, $\overline{bm}$ = 132.2 g, Fleming 1980; *Db:* 0.87 ml O_2/gxh, $\overline{bm}$ = 89 g, Macmillen and

NELSON 1969), and maximal values of O_2-consumption during locomotion comparable to Eutherian values (BAUDINETTE 1982) on the other hand, this masking effect of activity may be even higher in Marsupials than in Eutherians.

So in simultaneous recordings of activity and O_2-consumption each activity is necessarily accompanied by an increase in O_2-consumption, but not vice versa. O_2-consumption and body temperature can increase before locomotor activity starts, indicating that the beginning of the activity phase is not identical with the time when an animal has woken up (ASCHOFF and POHL 1970 in *Fringilla coelebs;* KLEINKNECHT unpublished, in *Molossus ater*). Such a phase leading of the rhythm of O_2-consumption to the activity rhythm, however, could not be found in any of our three Marsupialian species. Activity and O_2-consumption (in *Pb* body temperature, too) proved to have the same pattern and identical phase relation, in LD as well as in LL.

Activity and O_2-consumption (in *Pb* body temperature, too) in all three species show clear ultradian variations. Similar short-term-rhythms of activity and other parameters are described for many small Eutherian species (DAAN and ASCHOFF 1981) and seem to be a characteristic feature in Marsupials as well. In *Pb* this short-term rhythmicity in activity, body temperature and O_2-consumption is shown only during the D-phase of a LD 12:12, while *Db* can display a considerable, but individually varying amount of total activity during the L-phase, too. Within the same individual periods of a nearly polyphasic pattern of activity and O_2-consumption altered with times in which there was a clear center of gravity in the occurrence of bouts in activity and O_2-consumption in the D-phase. HALL (1980), who recorded the activity patterns of the two nocturnal Dasyuroid species *Antechinus stuartii* and *Antechinus swainsonii* in the field, found that *A. swainsonii* seasonally tends to be active day and night. The temporarily varying activity pattern of *Db* may also correlate with season. In our experiments the females tended to have a more polyphasic pattern than the males, whereas ASLIN (1974), who compared the activity pattern of one male and one female, found the male to exhibit much of its total activity during the L-phase.

Pb, Db and *Md* show species-specific differences not only in the circadian and ultradian pattern of the endogenous rhythms of O_2-consumption and activity, but also the extent to which both parameters can be influenced directly by high light intensities in *Pb* is considerably higher than in *Db*. In *Pb,* there is a strong masking effect of light, depending on the circadian phase encountered by the high illumination intensity. A circadian variation in the responsiveness to masking stimuli was shown by GANDER and MOORE-EDE (1983) in the diurnal squirrel monkey *Saimiri sciureus* as well. In *Db,* independently of the circadian phase, O_2-consumption and activity are only little influenced by light. Although only one of the two *Md*-individuals showed a clear response to the short-term changes in light intensity, a relatively high sensitivity to light intensity in *Md* is indicated by the fact that the animals increased the total amount of activity by 19 % (female) and 332 % (male) when the D-illumination intensity was reduced from 10^{-1} to 10^{-3} lx. That is why the experiments with *Monodelphis* were carried out with D-illumination intensities of 10^{-3} lx.

In *Pb* an endogenous circadian rhythm with a constantly low level of activity and O_2-consumption during L-phase, which is hardly influenced by the actual light intensity, could be important for two behavioral characteristics of this social species which occur in the natural environment. First, *Pb* mainly during the cold season shows the thermoregulatory behavior of huddling, i.e. the members of a nesting community spend the daytime in tight physical contact to reduce their energy demand (FLEMING 1980). Second, the transfer of odours, which is necessary for the stabilization of a nesting community, takes place mainly in the nest, while the animals are in close physical contact (SCHULTZE-WESTRUM 1965). A rest-time with a constantly low tendency to be active or even to leave the nest favours both behaviors.

Unfortunately nearly nothing is known about the behavior of *Db* in the field. ASLIN (1974) found *Db* in big burrow complexes. The activity recorded in the laboratory during the L-phase might occur in the natural habitat inside of the burrows. But if one takes into account that activity in *Db* was not masked by high L-intensities, the animals can be considered to be active and hunting outside of the burrows, possibly in the shelter of rocks and bushes, during daytime, too. In accordance to this, our *Db*-individuals always react directly to feeding during L-phase. They immediately kill their prey and start eating.

The daily pattern of activity and O_2-consumption characterized by bouts – i.e. short-times of high alertness – during D- as well as during L-phase might be suitable for this most possibly opportunistic feeder, enabling it to hunt throughout the day and make use of various prey species with different activity patterns. So the essential temporal adaptation of a predator to the temporally varying abundance of its prey (DAAN 1981) in Db might be achieved by a pronounced short-term periodicity which is only slightly superimposed by the circadian rest-time and direct masking effects of illumination intensity.

Acknowledgements

We are grateful to Prof. Dr. W. MAIER Frankfurt, for kindly providing the two *Monodelphis*-individuals. This study was supported by the Deutsche Forschungsgemeinschaft Er 59/9.

Zusammenfassung

Tages- und Kurzzeitperiodik von Aktivität und Sauerstoffverbrauch bei drei dunkelaktiven Marsupialia-Arten: Petaurus breviceps, Phalangeridae; Dasyuroides byrnei, Dasyuridae; Monodelphis domestica, Didelphidae

Zur Ermittlung artspezifischer Charakteristika der Tages- und Kurzzeitperiodik von Marsupialia-Arten mit unterschiedlicher Lebensweise wurden bei 4 *Petaurus breviceps (Pb)*, 4 *Dasyuroides byrnei (Db)* und 2 *Monodelphis domestica (Md)* im Labor Simultanregistrierungen der Aktivität und des O_2-verbrauchs durchgeführt. Bei *Pb*, bei dem außerdem noch die Körpertemperatur telemetrisch gemessen wurde, haben die drei Parameter im LD 12:12 ($200:10^{-1}$ lx) in den meisten Fällen einen bimodalen Verlauf, wobei ein steiler Anstieg bzw. Abfall jeweils unmittelbar nach Beginn und kurz vor Ende der D-phase erfolgt. Bei *Db* ist das eher unimodale Tagesmuster von Aktivität und O_2-verbrauch durch einen allmählichen Anstieg und Abfall gekennzeichnet. *Md* hat bei beiden Parametern ein 3 bis 4 gipfliges durchschnittliches Tagesmuster. Während der D-phase zeigen Aktivität und O_2-verbrauch bei allen Arten ausgeprägte kurzperiodische Variationen. In Gegensatz zu *Pb* können sich diese bei *Db* auch über die gesamte L-phase erstrecken. Die maskierende Wirkung hoher Lichtintensitäten ist bei *Db* gering. Dagegen führen 2stündige Störlichtpulse bei *Pb* und *Md* während der Aktivitätsphase zu einer deutlichen negativen Maskierung des Musters von Aktivität und O_2-verbrauch. Die ermittelten zwischenartlichen Unterschiede in der circadianen und ultradianen Organisation der gemessenen Parameter könnten Anpassungen an unterschiedliche Lebensweisen darstellen.

Literature

ASCHOFF, J.; POHL, H. (1970): Rhythmic variations in energy metabolism. Fed. Proc. **29**, 1541–1552.

ASLIN, H. (1974): The behavior of *Dasyuroides byrnei* (Marsupialia) in captivity. Z. Tierpsychol. **35**, 187–208.

BAUDINETTE, R. V. (1982): The energetics of locomotion in Dasyurid Marsupials. In: Carnivorous Marsupials. Ed. by M. Archer. Sydney, Australia: Roy. Zoo. Soc. New South Wales.

BAY, F. (1976): Untersuchungen zur Lichtsteuerung der Aktivitätsperiodik von Fledermäusen (*Myotis myotis* BORKH, 1797 und *Phyllostomus discolor* A. WAGNER, 1843). Dissertation, Universität Tübingen.

DAAN, S. (1981): Adaptive daily strategies in behavior. In: Handbook of Behavioral Neurobiology. Ed. by J. Aschoff. New York: Plenum Press. Vol. 4. 275–298.

DAAN, S.; ASCHOFF, J. (1981): Short-term rhythms in activity. In: Handbook of Behavioral Neurobiology. Ed. by J. Aschoff. New York: Plenum Press. Vol. 4, 491–498.

ENRIGHT, J. T. (1970): Ecological aspects of endogenous rhythmicity. Ann. Rev. Ecol. Syst. **1**, 221–238.

ERKERT, H. G.; KRACHT, S. (1978): Evidence for ecological adaptation of circadian systems. Circadian activity rhythms of neotropical bats and their re-entrainment after phase-shifts of the Zeitgeber-LD. Oecologia (Berl.) **32**, 71–78.

FLEMING, M. R. (1980): Thermoregulation and torpor in the Sugar Glider, *Petaurus breviceps* (Marsupialia: Petauridae). Aust. J. Zool. **28**, 521–534.
GANDER, P. H.; MOORE-EDE, M. C. (1983): Light-dark masking of circadian temperature and activity rhythms in squirrel monkeys. Am. J. Physiol. **245**, R927–R934.
HALL, S. (1980): Diel activity of three small mammals coexisting in forest in southern Victoria. Aust. Mamm. **3**, 67–79.
KENAGY, G. J.; VLECK, D. (1982): Daily temporal organization of metabolism in small mammals: Adaptation and diversity. In: Vertebrate Circadian Systems. Ed. by J. Aschoff, S. Daan and G. Gross. Berlin–Heidelberg: Springer-Verlag.
MACMILLEN, R. E.; NELSON, J. E. (1969): Bioenergetics and body size in dasyurid marsupials. Am. J. Physiol. **217**, 1246–1251.
SCHULTZE-WESTRUM, T. (1965): Innerartliche Verständigung durch Düfte beim Gleitbeutler *Petaurus breviceps papuanus*. Z. Vergl. Physiol. **50**, 151–220.
SMITH, A. (1980): The diet and ecology of leadbeaters possum and the sugar glider. Ph. D. Thesis, Melbourne.
WALKER, E. P. (1968): Mammals of the world. Baltimore: John Hopkins Press.

Authors' addresses: SABINE KLEINKNECHT and HANS G. ERKERT, Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen, FRG; JOHN E. NELSON, Zoology Department, Monash University, Clayton, Victoria, Australia

Lonchorhina aurita Tomes, 1863 (Phyllostominae, Phyllostomidae, Chiroptera) im westlichen Ecuador

Von E.-H. SOLMSEN

Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität Hamburg

Eingang des Ms. 6. 5. 1985

Abstract

Lonchorhina aurita Tomes, 1863 (Phyllostominae, Phyllostomidae, Chiroptera) in Western Ecuador

Morphological data are given from a series of thirteen specimens of *Lonchorhina aurita* from Western Ecuador. Measurements are compared with data from Mexico, Venezuela, East Ecuador and *L. a. occidentalis* from Western Ecuador. The taxonomical status of *L. a. occidentalis* is discussed, and it is concluded that *Lonchorhina aurita* is to be regarded as a monotypic species.

Einleitung

Das Verbreitungsgebiet der seltenen neotropischen Fledermaus *Lonchorhina aurita aurita* Tomes, 1863 bezog lange Zeit neben Mittelamerika und weiten Teilen Südamerikas von Ecuador nur den östlich der Anden gelegenen Regenwald mit ein. Für das westliche Ecuador beschrieb ANTHONY im Jahre 1923 eine eigene Art der Gattung *Lonchorhina, L. occidentalis,* die später (SANBORN 1932) als Unterart von *L. aurita* eingestuft wurde und als solche trotz verschiedentlich geäußerter Bedenken (HERNANDEZ-CAMACHO und CADENA 1978; ALBUJA 1982) bis heute aufrechterhalten wird (TUTTLE 1970; GENOWAYS 1981).

In seiner 1982 erschienenen Monographie „Murcièlagos del Ecuador“ erwähnt ALBUJA erstmals zwei westecuadorianische Fundorte für *Lonchorhina a. aurita* und gibt einige Körpermaße von sieben Exemplaren an.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5006-0329 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 329–337

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Während eines Ecuadoraufenthaltes im Juli 1983 gelang es, weitere dreizehn Tiere dieser Art zu sammeln, deren Körper- und Schädelmaße wegen der geringen Anzahl bisher beschriebener Exemplare aus dieser Region im folgenden ergänzend angegeben und mit bereits bekannten Daten verglichen werden.

Material und Methode

Es handelt sich um dreizehn Exemplare (10 ♂♂, 3 ♀♀, ad.) aus Chontillal, Provincia de Manabi, Ecuador (0°4'S/79°6'W). Die Tiere wurden in einer ca. 50 m langen Wellblechröhre von 1,20 m Durchmesser gefangen. Die Röhre verbindet einen Teich mit dem jenseits eines Fahrdammes gelegenen Bach und ist im unteren Fünftel ständig von fließendem Wasser bedeckt. Beide Eingänge sind durch dichte Schilfvegetation verdeckt und schwer zugänglich, so daß der Tunnel sehr großen Kolonien von *Carollia perspicillata* und *Lonchorhina aurita* ein geeignetes Tagesquartier bietet.

Zusätzlich wurde ein Exemplar *L. a. occidentalis*, AMNH 62940 (Balg und Schädel) aus dem American Museum of Natural History, New York, entliehen und vermessen. Dieses Tier wurde etwa zur gleichen Zeit wie der Holotyp (IX 1922) von demselben Sammler an der Typuslokalität (Puente de Chimbo, Ecuador) gefangen (Koopman pers. Mitteilung).

Die Messungen wurden mit einer Schublehre (0,02 mm) vorgenommen. Alle Angaben erfolgen in Millimeter. Die Ohrlänge wurde dorsal, die Ohrbreite innen gemessen; die Fußlänge schließt die Krallen nicht mit ein. Die Meßpunkte für Schädelmaße sind Abb. 1 zu entnehmen.

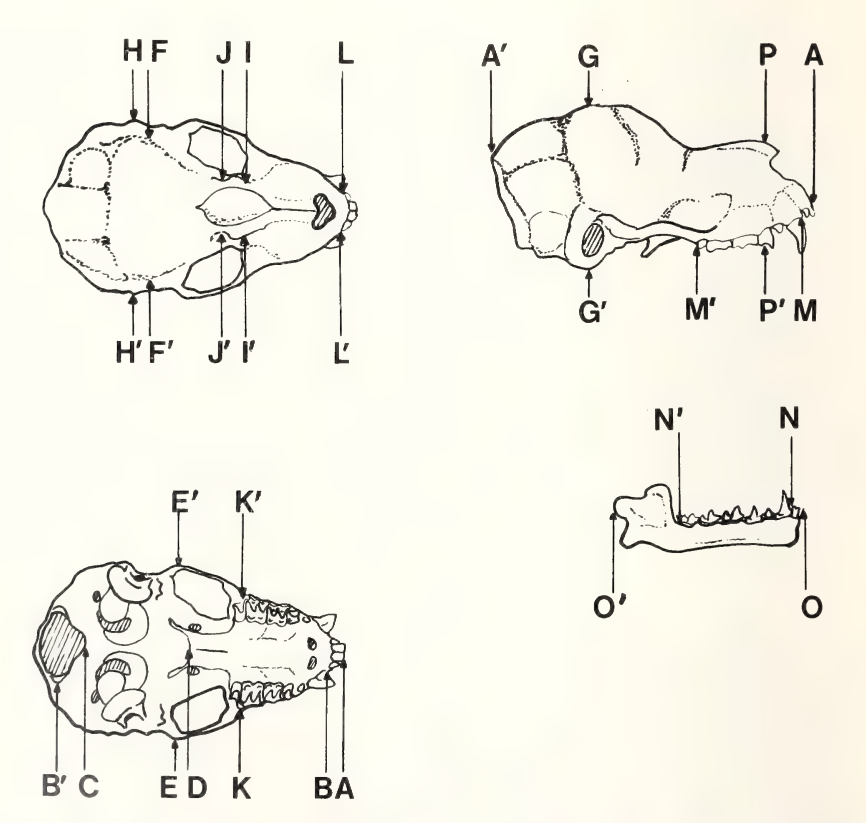


Abb. 1. Meßstrecken am Schädel. Länge maximal, A–A'; Condylobasallänge, A–B'; Condylocaninallänge, B–B'; Basallänge, A–C; Gaumenlänge, A–D; zygomatische Breite, E–E'; Hirnkapselbreite, F–F'; Hirnschädelhöhe, G–G'; Mastoidbreite, H–H'; Interorbitalbreite, I–I'; Postorbitalbreite, J–J'; Breite über Molaren, K–K'; Breite über Caninen, L–L'; obere Zahnreihe (C–M^3), M–M'; Höhe Rostrum, P–P'; untere Zahnreihe (C–M_3), N–N'; Mandibellänge, O–O'

Ergebnisse

Eigenes Material aus West-Ecuador

Beschreibung: Es handelt sich um eine mittelgroße Fledermaus mit auffallend großem Nasenaufsatz – die Lanze übertrifft die Tibia an Länge – und großen Ohrmuscheln; die Oberlippe ist mit auffälligen Hautstrukturen versehen, die die Nasenöffnungen umgeben; der Tragus ist lang und glatt, nur an der Basis eingekerbt und mit wenigen Hauterhebungen versehen.

Die Behaarung ist einfarbig dunkelbraun bis schwarz; Unterarm und Nasenblatt sind im dorsalen unteren Drittel behaart. Die Flughäute weisen keine nennenswerte Behaarung auf. Das Uropatagium ist gut ausgebildet und schließt den langen Schwanz (8 Wirbelkörper) in ganzer Länge ein.

Auffällig ist der für die Gattung beschriebene Ansatz des Plagiopatagiums: Es entspringt an der ventralen Seite des Uropatagiums an der Basis des Calcars. Das Spornbein ist länger als der Fuß.

Der Schädel besitzt eine frontale Einwölbung in Höhe der Orbita; die Nasalia sind in der Seitenansicht konvex gewölbt, das Rostrum ist erhöht. Das Maxillare ist pneumatisiert, der Jochbogen komplett. Der Hirnschädel weist eine deutliche Einbuchtung zwischen Frontalia und Parietalia auf.



Abb. 2. Lonchorhina aurita aus West-Ecuador. Aufnahme des lebenden Tieres. (Foto: E. Patzelt)

Zahnformel $\frac{2\ 1\ 2\ 3}{2\ 1\ 3\ 3}$. Die inneren oberen Schneidezähne sind größer als die äußeren; sie sind flach spatelförmig mit glatter, gerundeter Schneidekante. Demgegenüber sind die äußeren oberen Incisiven nur halb so groß, mit spitz auslaufendem Schaft, das Cingulum bildet seitlich außen einen kleinen sekundären Konus. Die unteren Incisiven sind gleichförmig flach mit dreilappiger Schneidekante. Zwischen oberen Incisiven und oberen Caninen deutliche Lücken; unten bilden Schneide- und Eckzähne eine geschlossene Reihe. Caninen mit kräftigem Cingulum, das im Unterkiefer die Incisiven überragt.

Der vordere obere Praemolar ist sehr klein, seine Krone ist kaum höher als das Cingulum des davorliegenden Eckzahns. Dagegen ist der hintere obere Praemolar sehr kräftig, sein dolchartig verlängerter Haupthöcker erreicht zwei Drittel der Länge des Eckzahns. Im Unterkiefer ist der vorderste Praemolar caniniform, allerdings nur halb so hoch wie der Eckzahn. P_3 ist weitgehend reduziert, seine Krone wird von den Cingula der benachbarten Praemolaren fast verdeckt. P_4 ist sehr kräftig ausgebildet und erreicht die Höhe der unteren Caninen. Die Molaren weisen den für insectivore Chiropteren typischen Kronenbau auf ("W-shaped"). Der hintere obere Molar ist reduziert, er bildet nur zwei Schneidekanten zwischen Parastylus und Paraconus sowie zwischen Paraconus und Mesostylus aus.

Maße: Die ermittelten Körpermaße sind der Tabelle 1, die Schädelmaße der Tabelle 2 zu entnehmen.

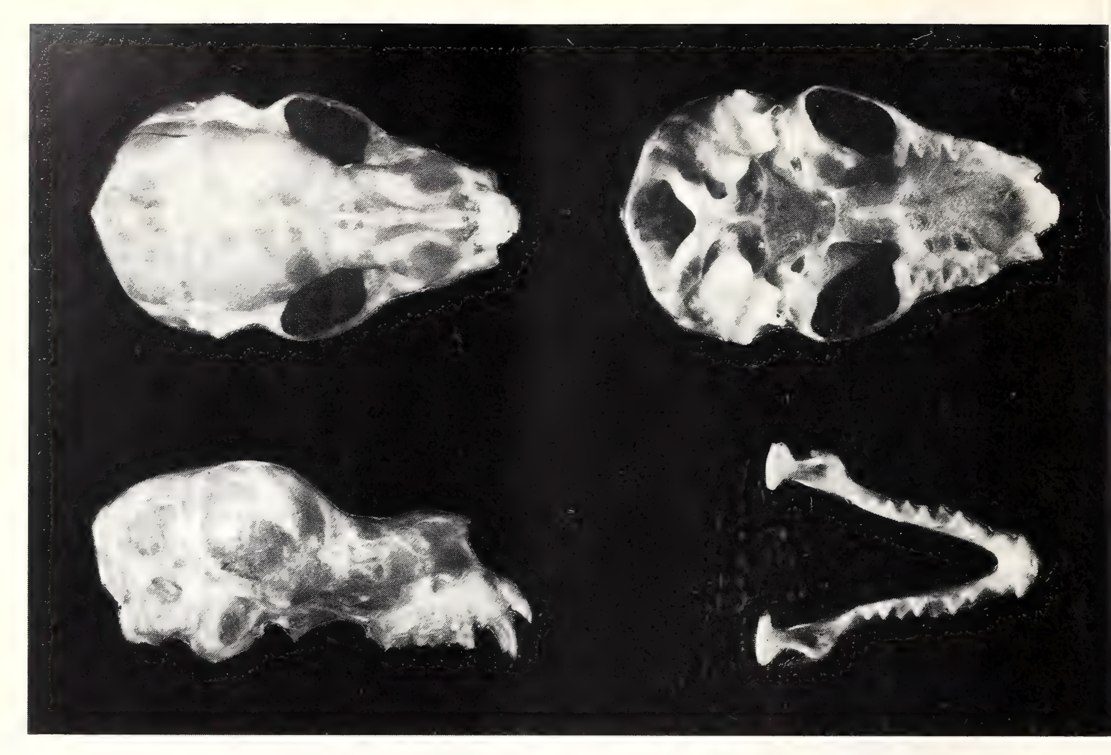


Abb. 3. Der Schädel von *Lonchorhina aurita* ♂ aus West-Ecuador

Tabelle 1

Körpermaße (Alkoholmaterial) von 13 Exemplaren *Lonchorhina aurita* aus West-Ecuador

Maß	N	$\bar{X}$	Range	SD
Unterarm	13	51,03	48,6–53,5	1,21
III. MC	13	47,26	44,6–49,7	1,30
III.1. P.	13	15,38	14,8–16,0	0,37
III. 2. P.	13	25,62	24,2–26,4	0,72
IV. MC	13	44,83	42,8–47,2	1,17
IV. 1. P.	13	12,57	11,4–13,3	0,53
IV. 2. P.	13	14,01	12,8–14,8	0,56
V. MC	13	44,03	41,9–45,9	1,14
Tibia	13	20,85	19,4–22,8	1,00
Fuß	13	12,35	11,0–13,3	0,73
Calcar	13	14,93	13,5–17,6	1,17
NB	13	22,39	21,0–24,0	1,17
Breite NB	13	7,94	7,3– 8,6	0,37
Ohrlänge	13	20,14	19,2–21,5	0,74
Ohrbreite	13	19,94	18,6–21,0	0,69
Tragus	13	15,12	13,9–16,1	0,81

MC = Metacarpale, P = Phalanx, NB = Nasenblatt

Tabelle 2

Schädelmaße von 13 Exemplaren *L. aurita* aus West-Ecuador

Schädelmaß	N	X̄	Range	SD
Länge maximal	13	20,61	19,88–21,02	0,28
Condylobasallänge	13	19.05	18,06–19,86	0,53
Condylocaninallänge	13	17,77	17,04–18,04	0,28
Basallänge	13	16,79	16,06–17,89	0,49
Gaumenlänge	13	10,03	9,55–10,27	0,25
Zygomatische Breite	13	11,25	10,86–11,68	0,23
Hirnkapselbreite	13	8,77	8,54– 9,10	0,15
Hirnschädelhöhe	13	8,79	8,58– 9,00	0,13
Mastoidbreite	13	11,13	10,58–11,58	0,27
Interorbitalbreite	13	4,68	4,52– 4,92	0,11
Postorbitalbreite	13	4,63	4,34– 4,85	0,14
Breite über Molaren	13	7,51	7,26– 7,65	0,16
Breite über Caninen	13	4,66	4,38– 4,88	0,16
obere Zahnreihe C-M^3	13	6,73	6,44– 7,72	0,31
untere Zahlreihe C-M_3	13	7,54	7,10– 7,88	0,24
Mandibellänge	13	12,51	12,02–12,80	0,21
Höhe Rostrum	13	6,09	5,88– 6,40	0,14

Material aus West-Ecuador (Albuja 1982)

Beschreibung: "Género: Murciélagos de mediano tamano con la hoja nasal y orejas muy alargadas, con márgenes lisos, la base e labio superior con excrecencias, el patagio se inserta en el tarso; uropatagio grande; la cola totalemente incluida en este, come sucede con los vespertiliónidos; pelaje denso y sedoso con dos fases de coloración. Cráneo con una concavidad en el centro del rostro. Cresta sagital casi imperceptible. FD: i 2/2 c 1/1 pm 2/3 m 3/3 34; incisivos superiores centrales grandes, los externos pequenos. *L. aurita:* las mismas caracteristicas generales del genero, pero ademas, la cola larga y el antebrazo cubierto de pelo en su tercio proximal."

Tabelle 3

Körpermaße (in mm) von sieben Exemplaren *L. aurita* aus West-Ecuador nach Albuja

Unterarm	48	51	50	51	51	50	50
Fuß	14	13	14	14	14	13	14
Ohr	25	26	27	24	25	25	27
Nasenblatt	22	23	23	23	22	23	22,5
Tragus	12	12	12	12,5	12,5	12	13

Maße: Die Maße von sieben westecuadorianischen Tieren nach ALBUJA sind den Tabellen 3 und 4 zu entnehmen.

Tabelle 4

Schädelmaße (in mm) von zwei Exemplaren *L. aurita* aus West-Ecuador nach Albuja

Schädellänge	20,9	20,6
Condylobasallänge	18,3	18,3
zygomatische Breite	11,4	11,0
Postorbitalbreite	4,7	4,9
Hirnkapselbreite	8,8	9,0
C^1–M^3	6,8	6,9

Holotypus *L. occidentalis* aus West-Ecuador (Anthony 1923)

Beschreibung: "Colour of fur above, uniform chestnut-brown; below cinnamon-brown; all membranes blackish, with the exception of irregular blotches of ivory-yellow on posterior margin of wings near tips, and, less extensively,

on more proximal portions of wing margin. Ears very large and broad but not as tall as in *Lonchorhina aurita;* five transverse plications on posterior half of ear conch; tragus very tall and slender; nose-leaf, while not as tall as in *aurita,* very high and reaching almost to tips of ears, sparsely haired basally. Wings large and broad, naked everywhere, but fur of body extending along forearm about midway; interfemoral membrane very extensive and supported by well developed calcaria and long tail which extends to extreme tip of membrane. Skull normal for the genus and very similar to that of *aurita.*

Measurements. – Taken in the flesh: total length, 110 mm; tail vertebrae, 51; hind foot, 15; taken from the dry skin: length of forearm, 48.7; height of ear from notch, 25.5; height of tragus, 11.6; height of nose-leaf, 18.2. Skull, greatest length 20; zygomatic breadth, 11; mastoid breadth 10.4; interorbital breadth, 4.8; length upper tooth row, C–M^3, 6.8"

Exemplar AMNH 62940 aus West-Ecuador

Das Exemplar stammt von demselben Fundort wie der Holotyp von *L. occidentalis.* (♂, Puente de Chimbo Sep. 22, 1922, Ecuador, GHH Tate collection) Balg und Schädel.

Beschreibung: Äußere Erscheinung wie *L. a. aurita* aus Chontillal; mittelgroße Fledermaus mit auffällig großem Nasenblatt und großen Ohren; Oberlippe mit charakteristischen Hautstrukturen um die Nasenöffnungen, formgleich mit dem übrigen westecuadorianischen Material, aber deutlich geschrumpft.

Beharung dorsal zimtbraun, ventral zweifarbig: das einzelne Haar ist an der Basis braun, terminal grau gefärbt („frostig"). Flughäute einfarbig braun, ohne elfenbeinfarbene Flecken. Der Schädel weist keine Unterschiede zum übrigen Material aus West-Ecuador auf.

Maße: Unterarm, 48,7; Tibia, 18,9; Fuß, 11,4; Calcar, 15,7; 3. Finger 1. Phalanx, 14,5; 3. Finger 2. Phalanx, 24,4; Schädelmaße: Länge max., 20,43; Condylobasallänge, 18,8; Basallänge, 16,78; Gaumenlänge, 10,13; Zygomatische Breite, 11,06; Hirnkapselbreite, 8,62; Hirnschädelhöhe, 8,9; Mostoidbreite, 11,2; Interorbitalbreite, 4,64; Breite über Canini, 4,68; obere Zahnreihe, C–M^3, 6,82; untere Zahnreihe, C–M_3, 7,56; Mandibellänge, 12,6; Höhe Rostrum, 6,05.

Die hier erhobenen Daten von westecuadorianischen Exemplaren der Art *Lonchorhina aurita* werden in der Abbildung 4 mit aus der Literatur bekannten Angaben für andere geographische Regionen verglichen.

Lediglich bei den Angaben für die Interorbitalbreite besteht ein auffälliger Unterschied zwischen den mexikanischen (Villa-R 1966) und westecuadorianischen Exemplaren (Anthony 1923; Solmsen 1985) einerseits und den venezuelanischen (Linares und Ojasti 1971) und ostecuadorianischen Tieren (Linares und Naranjo 1973) andererseits. Da beide in Frage stehenden hohen Werte vom gleichen Untersucher stammen, sollten vor einer taxonomischen Bewertung dieser Differenzen meßtechnisch bedingte Ursachen ausgeschlossen werden. In den übrigen Parametern überlappen sich die Variationsbereiche der vier verglichenen Serien.

Diskussion

Die für das 1983 in West-Ecuador gesammelte Material ermittelten Körper- und Schädelmaße für die taxonomisch wichtigsten morphologischen Parameter liegen innerhalb der bislang für *Lonchorhina a. aurita* errechneten Variabilität (Hernandez-Camacho und Cadena 1978). Sie weisen die Tiere eindeutig als Individuen der Unterart *L. a. aurita* aus.

Für die taxonomische Bewertung der bislang aufrechterhaltenen Subspezies *L. a. occidentalis* ergeben sich hieraus neue Gesichtspunkte:

1. Die hier beschriebenen Exemplare von *L. a. aurita* aus West-Ecuador sind mit dem von



Abb. 4. Geographische Variation der wichtigsten Schädelmaße von vier Populationen von *Lonchorhina aurita.* Mittelwerte und Standardabweichung: ★ = Venezuela (LINARES und OJASTI 1971) ● = Mexico (VILLA-R. 1966) ■ = Ost-Ecuador (LINARES und NARANJO 1973) ○ = West-Ecuador (eigenes Material). Vertikal sind die Werte der Schädelmaße der venezuelanischen Tiere aufgetragen. Von oben nach unten: Länge maximal, Condylobasallänge, Gaumenlänge, Interorbitalbreite, zygomatische Breite, Mastoidbreite, obere Zahnreihe, Breite über Caninen, untere Zahnreihe. Horizontal wird die Abweichung der Werte der verschiedenen Populationen vom Mittelwert der venezuelanischen Tiere (×) beschrieben

ANTHONY beschriebenen Exemplar *L. occidentalis* sympatrisch. Der Fundort Chontillal ist nicht weit (ca. 150 km, dieselbe Ebene, derselbe Biotop) von dem für *L. a. occidentalis* angegebenen Fundort Puente del Chimbo entfernt und sicher nicht von diesem geographisch isoliert. Daher läßt sich *L. a. occidentalis* nicht weiter als Unterart von *L. aurita* aufrechterhalten.

2. Die von ANTHONY in der Beschreibung des Holotyps AMNH 62101 angeführten Unterscheidungskriterien lassen bei heutiger Kenntnis der morphologischen Variabilität von *Lonchorhina a. aurita* eine Wiedereinstufung als eigene Art *Lonchorhina occidentalis* schon gar nicht zu:
Die relativ kürzeren Ohrmuscheln und das kürzere Nasenblatt lassen sich mit Längendifferenzen zwischen Alkoholmaterial und dem nur als getrocknetem Balg vorliegenden *L. occidentalis*-Material erklären (ARATA 1968; ALBUJA 1982; HERNANDEZ-CAMACHO und CADENA 1978).
Unregelmäßig elfenbeinfarbene Markierungen im distalen Dactylopatagium weist das untersuchte Exemplar *L. occidentalis* nicht auf. Diese sind als individuelle Variation anzusehen und können auf Ektoparasiten zurückzuführen sein, deren Bißstellen weißlich vernarben. Die untersuchten Exemplare *L. a. aurita* zeigten zum Teil erheblichen Milbenbefall *(Periglischrus sp.)*, wobei Flughautsäume und glatte, unbehaarte Hautpartien an Nase und Ohren bevorzugt werden.
Der verbleibende Färbungsunterschied von Bauch- und Rückenhaaren bei den *L. occidentalis*-Tieren gegenüber den einfarbigen westecuadorianischen *L. a. aurita*-Exemplaren ist eher als individuelle Variation denn als Artunterscheidungskriterium zu werten (ALBUJA 1982). Auch vom Fundort Chontillal ist das in Abb. 2 gezeigte, nicht gesammelte Tier mit heller zweifarbiger Brustbehaarung ausgestattet.

Lonchorhina aurita ist demnach nach gegenwärtigem Kenntnisstand als monotypische Spezies einzustufen.

Anhand der verglichenen morphologischen Daten zeichnet sich allerdings eine Größendifferenz zwischen östlichen und westlichen Populationen sowie eine klinale Größenzunahme in Richtung der jeweils südlicheren Population ab (West < Ost; Nord < Süd). So liegen die westecuadorianischen Tiere in den Körpermaßen näher an den mexikanischen Exemplaren als an den ostecuadorianischen.

Diese Verhältnisse stehen im Einklang mit der zoogeographischen Anlehnung der Chiropteren des pazifischen Küstenstreifens Südamerikas an die mittelamerikanische Fledermausfauna (KOOPMAN 1983). Sie stützen die allgemein angenommene Funktion der Anden als geographische Barriere für Phyllostomiden (GRAHAM 1983).

Danksagung

Für wertvolle, unersetzliche Hilfe bin ich Herrn ERWIN PATZELT, Oldenburg i. H., sehr dankbar. Gedankt sei ferner den Herren Dr. L. ALBUJA und Prof. G. ORCÈS, Quito, für ihre Unterstützung während meines dortigen Aufenthaltes. Herrn Dr. K. F. KOOPMANN, New York, danke ich für die Bereitstellung des Exemplars AMNH 62940 und Herrn Prof. Dr. H. SCHLIEMANN, Hamburg, für seine Unterstützung.

Zusammenfassung

Eine Serie von 13 Exemplaren *Lonchorhina aurita* aus West-Ecuador wird beschrieben. Körper- und Schädelmaße werden mit den Daten von Tieren dieser Art aus Mexico, Venezuela, Ost-Ecuador und denen von *L. a. occidentalis* verglichen. Der systematische Status von *L. a. occidentalis* wird diskutiert. Danach ist *Lonchorhina aurita* als monotypische Art zu betrachten.

Literatur

ALBUJA-V., L. (1982): Murciélagos del Ecuador. Quito: Escuela Politecnica Nacional.
ANTHONY, H. E. (1923): Preliminary Report on Ecuadorean Mammals. American Museum Novitates **55**, 1–14.
ARATA, A. A. (1968): Discrepancy between "dry" and "fresh" forearm measurements in bats. J. Mammalogy **49**, 155–156.
GENOWAYS, H. H.; WILLIAMS, S. L.; GROEN, J. A. (1981): Results of the Alcoa-Foundation Suriname Expeditions. V. Noteworthy Records of Surinamese Mammals Ann. Carnegie Museum **50**, 319–332.
GRAHAM, G. L. (1983): Changes in Bat Species Diversity along an elevational Gradient up the Peruvian Andes J. Mammalogy **64**, 559–571.
HERNANDEZ-CAMACHO, J.; CADENA-G., A. (1978): Notas para la revision del genero Lonchorhina (Chiroptera, Phyllostomidae). Caldasia Vol. XIII. No. **57**, 200–251.
KOOPMAN, K. F. (1983): Biogeography of the Bats of South America. In: Special Publications Pymatuning Laboratory of Ecology No. **6**, pp. 273 ff.
LINARES, O. J.; NARANJO, C. (1973): Notas acerca una coleccion de murciélagos del genero *Lonchorhina* de la cueva de Archidona, Ecuador (Chiroptera). Bol. Soc. Venezolana Espel. **4**, 175–180.
TUTTLE, M. D. (1970): Distribution and Zoogeography of Peruvian Bats with Comments on Natural History. Univ. Kans. Sci. Bull. **49**, 45–86.
VILLA-R., B. (1966): Los murciélagos de México. Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biologia.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. E.-H. SOLMSEN, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

Untersuchungen zur Temperaturregulation bei der Wüstenrennmaus *Gerbillus perpallidus* Setzer, 1958

Von E. F. MÜLLER

Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Abt. Physiologische Ökologie

Eingang des Ms. 1. 4. 1985

Abstract

Investigations on temperature regulation in a gerbil (Gerbillus perpallidus Setzer, 1958)

Studied was the influence of different humidities of the air on thermoregulatory responses of *Gerbillus perpallidus.* At temperatures from 15–33 °C the rectal temperature of the females is about 1 °C higher than that of the males. O_2-consumption is lowest at 33 °C (= thermoneutral zone); in the males it is ca 32 % and in the females ca 23 % below the expected level. Rectal temperature and O_2-consumption are not much influenced by the humidity of the air. The thermal conductance is not a constant value: At 15–20 °C it is close to the expected level, but increases with rising temperature. Evaporative water loss within the thermoneutral zone decreases from ca 0.8 mg H_2O/ml O_2 at 25 % rel. humidity to ca 0.5 mg H_2O/ml O_2 at 50 % rel. humidity. Nest-building considerably reduces the energetic costs for thermoregulation; the reduction is about 17 % at 15 °C in the females. The results show that with regard to thermoregulation *G. perpallidus* has developed essentially the same adaptations as most other desert-dwelling rodents.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5006-0337 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 337–347

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Einleitung

Die Gattung *Gerbillus* ist mit zahlreichen Arten von Afrika über die arabische Halbinsel bis nach Indien verbreitet. Die Wüstenrennmäuse bewohnen hier vorwiegend aride and semiaride Lebensräume (Lay 1983). Eine erfolgreiche Besiedelung der heißen Trockengebiete erfordert von ihnen eine Reihe von Anpassungen in der Lebensweise und in der Leistungsfähigkeit der regulatorischen Systeme, vor allem im Bereich der Temperaturregulation und des Wasserhaushaltes (Schmidt-Nielsen 1964).

Trotz der weiten Verbreitung der Wüstenrennmäuse in der südlichen Paläarktis und der Äthiopischen Region liegen erst seit kurzem Untersuchungen über Anpassungen an ihren oft extremen Lebensraum vor. Bei der ostafrikanischen Art *Gerbillus pusillus* konnte Buffenstein (1984) zeigen, daß die Fähigkeit zur Lethargie eine wesentliche Voraussetzung für ihr Vorkommen in ariden Gebieten darstellt. In Israel fand Haim (1984) bei zwei allopatrischen Arten, *Gerbillus allenbyi* und *Gerbillus nanus,* Unterschiede in der basalen Wärmeproduktion und im Umfang der thermischen Neutralzone. Er deutete dies als Anpassungen an die speziellen Bedingungen im jeweiligen Verbreitungsgebiet. Diese wenigen bisher vorliegenden Befunde lassen bereits eine große Anpassungsfähigkeit der Wüstenrennmäuse im Bereich des Energiehaushaltes erkennen.

Das Verbreitungsareal von *Gerbillus perpallidus* erstreckt sich in Ägypten westlich des Nils von der Mittelmeerküste bis etwa zum 29. Breitengrad im Süden (Osborn und Helmy 1980). Es umfaßt vorwiegend sandige Gebiete mit ausgeprägtem Wüstenklima: In den am weitesten südlich gelegenen Fundorten beträgt der mittlere Jahresniederschlag weniger als 25 mm. Wie die meisten wüstenbewohnenden Kleinsäuger weichen die Wüstenrennmäuse der Wasserknappheit durch das Anlegen von unterirdischen Wohnhöhlen aus (Fiedler 1974), in denen sie die heißen Tagesstunden verbringen.

Die vorliegende Untersuchung verfolgte vor allem zwei Ziele: Einmal sollte sie das noch spärliche Wissen über die physiologischen Anpassungen der Wüstenrennmäuse auf eine breitere Basis stellen; ferner sollte ermittelt werden, in welchem Umfange sich ein unterschiedlicher Feuchtegehalt der Luft und die Möglichkeit zum Nestbau auf die Temperaturregulation dieser Wüstennager auswirken.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an insgesamt 21 Wüstenrennmäusen durchgeführt (12 ♂♂, 9 ♀♀). Die Stammeltern der im Labor leicht zu züchtenden Tiere wurden in der Oase El Fayum gefangen. Das mittlere Gewicht der Männchen betrug 56,0 g, das der Weibchen 48,7 g. Diese Werte liegen deutlich über den von Osborn und Helmy (1980) an Freilandfängen ermittelten Gewichten (Mittelwert für beide Geschlechter 36,3 g). Wahrscheinlich ist dies eine Folge der Laborhaltung; ähnliche Verhältnisse liegen auch bei *Gerbillus pyramidum* vor, wo Heyder (1968) für im Labor gehaltene Tiere mittlere Gewichte von 81,6 g (♂♂) und 61,4 g (♀♀) angibt, während bei Freilandfängen je nach Unterart das Körpergewicht im Mittel 50–55 g betrug (Osborn und Helmy 1980).

Daß es sich bei den untersuchten Tieren zweifellos um *G. perpallidus* handelt, zeigen Untersuchungen der Chromosomenzahl. Der Chromosomensatz beträgt 2n = 40 mit 4 akrozentrischen Chromosomen (Tichy pers. Mitt.), was für *G. perpallidus* charakteristisch ist; bei *G. pyramidum,* die mit *G. perpallidus* sympatrisch vorkommt, ist der Kariotyp der ägyptischen Populationen durch 2n = 38 gekennzeichnet (Lay 1983).

Das Alter der Versuchstiere betrug 3–9 Monate; die Weibchen waren nicht trächtig und hatten auch zuvor noch keine Jungen geworfen. Jeweils zwei Tiere gleichen Geschlechtes wurden zusammen in Wannen aus Kunststoff oder Glas in einem Konstantraum bei 23 ± 1 °C und 50 ± 10 % relativer Feuchte gehalten (LD 12:12 Stunden). Zum Nestbau erhielten die Wüstenrennmäuse zerzupften Verbandzellstoff (Hartmann), was zusammen mit der Holzeinstreu gern verwendet wurde. Das Futter bestand aus einem Gemisch von Haferflocken, Sonnenblumenkernen, Weizen und Kaninchen-Pellets; es wurde ergänzt durch Äpfel, Mohrrüben und Salat. Trinkwasser stand den Tieren nicht zur Verfügung.

Während der Messungen befanden sich die Wüstenrennmäuse in einer Atmungsküvette aus Plexiglas (11,5 × 9 × 8 cm), die in einem Temperaturschrank untergebracht war; die Umgebungstemperatur konnte auf ± 0,5 °C genau eingestellt werden. Es wurde nicht darauf geachtet, daß die Tiere vor Beginn der Versuche nüchtern waren. Der Luftdurchsatz betrug konstant 29 l/h. Der gewünschte Feuchtegehalt der einströmenden Luft (25 bzw. 50 % r. F.) wurde durch Mischen entsprechender Volumina von vorgetrockneter und befeuchteter Luft erreicht. Die Versuchsdauer betrug 3–5 Stunden.

Die Messung des O_2-Verbrauchs erfolgte in einem offenen System mit einem paramagnetischen O_2-Analysator (G2) der Fa. Beckman. Der O_2-Verbrauch wurde als Mittelwert über einen Zeitraum von mindestens 30 min nach einer Eingewöhnungszeit von mindestens 60 min errechnet. Alle Werte wurden auf Normalbedingungen (STPD) bezogen. Die Berechnung der Wärmeproduktion und der durch Verdunstung abgeführten Wärmemenge erfolgten mit Hilfe der Faktoren 20,1 J/l O_2 bzw. 2,43 J/kg H_2O.

Die Rektaltemperatur wurde sofort nach Ende eines Experimentes mit einem Temperaturfühler (Technoterm; Genauigkeit ± 0,1 °C) gemessen. Zur Ermittlung der evaporativen Wasserverluste dienten zwei Feuchtefühler (Vaisala HMP 14), die die relative Feuchte der Ein- bzw. Ausströmluft registrierten. Urin und Kot wurden unter Paraffinöl aufgefangen. Die Atemfrequenz wurde mit Hilfe eines Drucktransducers (BHL 4104; Bereich 0–35 mbar) aufgezeichnet. Weitere Angaben zur verwendeten Methode finden sich bei Müller und Rost (1983).

Für die Messungen zum Einfluß des Nestbaus auf den Energiehaushalt wurden die Wüstenrennmäuse in eine etwas größere Küvette gesetzt (16,5 × 11 × 10 cm) und erhielten ausreichend Nestbaumaterial, das ihrem Haltungskäfig entnommen wurde. Eine Registrierung der evaporativen Wasserabgabe war dabei nicht möglich. Der Feuchtegehalt der einströmenden Luft wurde auf 50 % r. F. eingeregelt.

Ergebnisse

Rektaltemperatur (T_{re})

Bei der Registrierung der Rektaltemperatur zeigten sich signifikante geschlechtsspezifische Unterschiede: Bei Umgebungstemperaturen (T_a) von 15–33 °C war T_{re} bei den Männchen im Mittel um ca. 1 °C niedriger als bei den Weibchen (Abb. 1). Die niedrigsten Werte traten

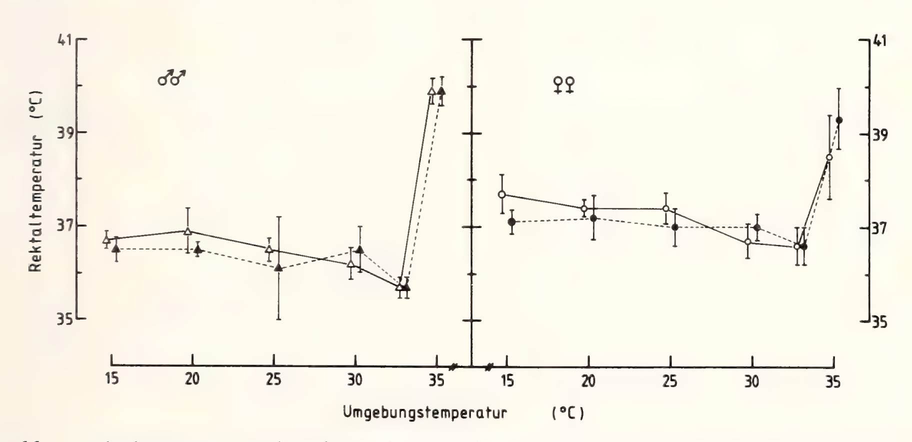


Abb. 1. Rektaltemperatur nach mehrstündigem Aufenthalt bei Temperaturen von 15–35 °C; Mittelwerte und Standardabweichungen, Offene Symbole = 25 % r.F., ausgefüllte Symbole = 50 % r.F.

in beiden Geschlechtern bei T_a 33 °C mit 35,7 ± 0,2 °C (S. D.) bei den Männchen und 36,6 ± 0,4 °C (S. D.) bei den Weibchen auf. Bei niedrigeren Umgebungstemperaturen stieg T_{re} leicht an, wobei der Anstieg bei höherer Luftfeuchtigkeit (50 % r. F.) geringer war als bei 25 % r. F. Bei T_a 35 °C stieg T_{re} steil an, wobei die Männchen eine deutlich höhere Rektaltemperatur aufwiesen als die Weibchen.

Sauerstoffverbrauch ($\dot{V}O_2$)

Der geringste O_2-Verbrauch war bei T_a 33 °C zu registrieren; bei 30 bzw. 35 °C war $\dot{V}O_2$ bereits deutlich erhöht (Abb. 2). Die thermische Neutralzone (TNZ) von *G. perpallidus* umfaßt demnach nur einen engen Temperaturbereich um 33 °C. Der Basalstoffwechsel (BMR) innerhalb der TNZ lag bei den Männchen bei 50 % r. F. um 32 %, bei den Weibchen nur um 23 % unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert für ein Säugetier dieser Größe (Morrison et al. 1959). Signifikante Unterschiede für die getesteten Luftfeuchtewerte ergaben sich weder im Bereich der TNZ noch bei niedrigeren Temperaturen.

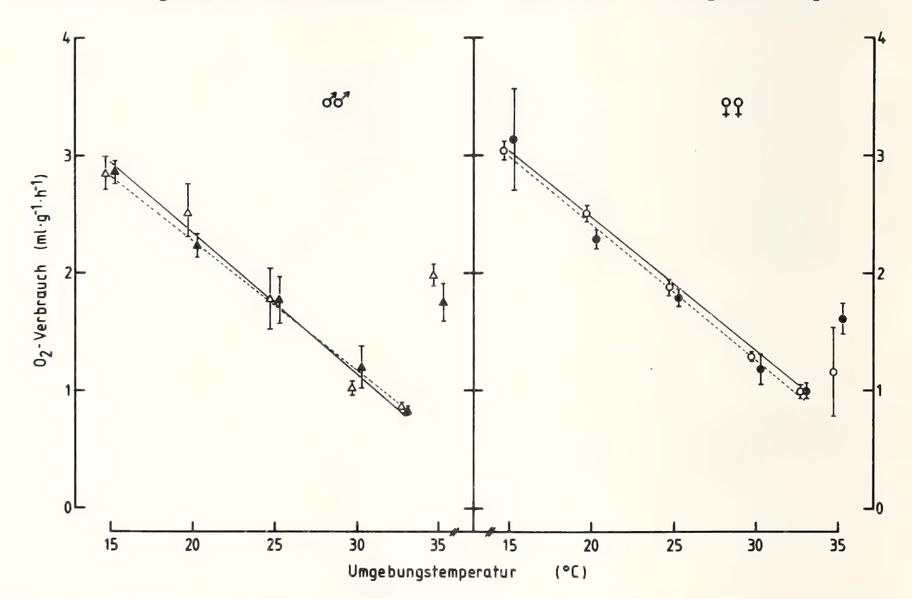


Abb. 2. O_2-Verbrauch in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur; Mittelwerte und Standardabweichungen. Offene Symbole = 25 % r.F., ausgefüllte Symbole = 50 % r.F. Regressionsgeraden für Temperaturen unterhalb der TNZ:

—— = ♂♂ 25 % r.F.: Y (ml O_2/g·h·°C) = 4,769 − 0,121·T_a (r = − 0,97)
– – – = ♂♂ 50 % r.F.: Y (ml O_2/g·h·°C) = 4,474 − 0,110·T_a (r = − 0,98)
—— = ♀♀ 25 % r.F.: Y (ml O_2/g·h·°C) = 4,784 − 0,116·T_a (r = − 0,99)
– – – = ♀♀ 50 % r.F.: Y (ml O_2/g·h·°C) = 4,737 − 0,116·T_a (r = − 0,97)

Bei T_a 35 °C war $\dot{V}O_2$ bei den Männchen unter beiden Feuchtebedingungen annähernd gleich groß, während bei den Weibchen ein höherer Luftfeuchtewert zu einem stärkeren Anstieg von $\dot{V}O_2$ führte. Auf sinkende Umgebungstemperaturen reagierten beide Geschlechter mit einem nahezu linearen Anstieg des O_2-Verbrauchs, bei T_a 15 °C auf etwa das 3fache des Basalstoffwechsels.

Wärmedurchgangszahl (C)

Die Wärmedurchgangszahl ist bei *G. perpallidus* bei Temperaturen unterhalb der thermischen Neutralzone kein konstanter Wert (Tab. 1). Bei Umgebungstemperaturen von 15–20 °C entspricht C den gewichtsspezifischen Erwartungswerten nach der Formel von Herreid und Kessel (1967), liegt aber bei höheren Temperaturen deutlich darüber. Ein Unterschied zwischen den getesteten Luftfeuchtewerten wurde nicht gefunden.

Tabelle 1

Wärmedurchgangszahlen (C = ml O_2/g·h·°C) von Männchen und Weibchen bei verschiedenen Temperatur/Luftfeuchte-Kombinationen unterhalb der thermischen Neutralzone

Berechnet nach der Formel $C = \frac{M}{T_{re} - T_a}$ (Morrison, 1960); M = Wärmebildung gemessen über den O_2-Verbrauch, T_{re} = Rektaltemperatur, T_a = Umgebungstemperatur

	♂♂				♀♀			
	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C
25 % r. F.	0,131 (0,98)	0,149 (1,11)	0,155 (1,14)	0,165 (1,22)	0,134 (0,96)	0,144 (1,03)	0,151 (1,08)	0,193 (1,34)
50 % r. F.	0,133 (0,98)	0,135 (1,0)	0,159 (1,16)	0,185 (1,38)	0,142 (1,0)	0,133 (0,92)	0,148 (1,06)	0,169 (1,22)

Zahlen in Klammern = Verhältnis zwischen gemessener und gewichtsspezifischer Wärmedurchgangszahl nach der Formel von Herreid und Kessel (1967).

Evaporative Wasserabgabe (TEWL)

Erwartungsgemäß lagen die evaporativen Wasserverluste bei 25 % r. F. höher als bei 50 % r. F. (Abb. 3). Der Effekt machte sich bei den Männchen stärker bemerkbar als bei den Weibchen. Bei T_a 33 °C kam es zu einer auffallenden Reduktion der Wasserverluste, die ebenfalls bei den Männchen stärker ausgeprägt war. TEWL ging bei ihnen von ca. 0,8–1,1 ml H_2O/kg·h bei niedrigeren Temperaturen auf ca. 0,4–0,7 ml H_2O/kg·h bei T_a 33 °C zurück.

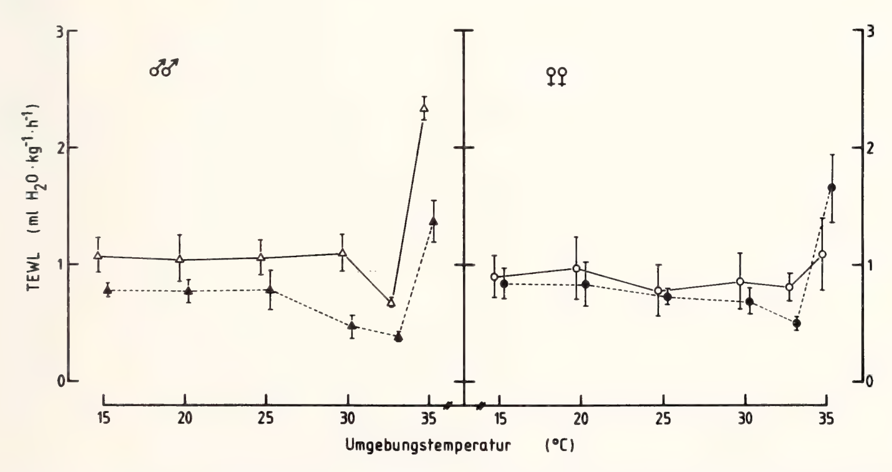


Abb. 3. Evaporative Wasserabgabe als Funktion der Umgebungstemperatur; Mittelwerte und Standardabweichungen. Offene Symbole = 25 % r.F., ausgefüllte Symbole = 50 % r.F.

Atemfrequenz (AF)

Bei den Weibchen ergab sich mit Ausnahme von T_a 35 °C kein Einfluß der getesteten Luftfeuchtewerte auf die Atemfrequenz (Abb. 4). Bei den Männchen dagegen lag AF bei Temperaturen unterhalb 30 °C bei 50 % r. F. immer signifikant über den Werten bei 25 % r. F. Ein mit dem Hecheln anderer Säugergruppen vergleichbarer Anstieg der Atemfrequenz unter Hitzebedingungen war bei den Wüstenrennmäusen nicht festzustellen. Die

deutliche Erhöhung von AF bei den Männchen von ca. 100 Atemzügen/min innerhalb der TNZ auf ca. 175 Atemzüge/min bei T_a 35 °C spiegelt eher die starke Erregung der Tiere unter diesen Bedingungen wider, als daß es eine thermoregulatorische Reaktion darstellt. Dies zeigt auch der gleichzeitige steile Anstieg des O_2-Verbrauchs (Abb. 2) und die Beobachtung, daß die Männchen bereits begannen, sich einzuspeicheln.

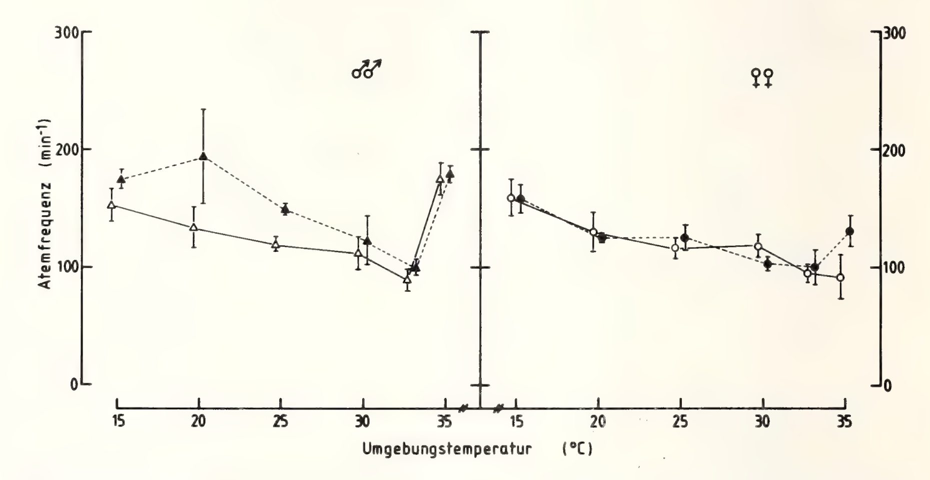


Abb. 4. Atemfrequenz bei Umgebungstemperaturen von 15–35 °C; Mittelwerte und Standardabweichungen. Offene Symbole = 25 % r.F., ausgefüllte Symbole = 50 % r.F.

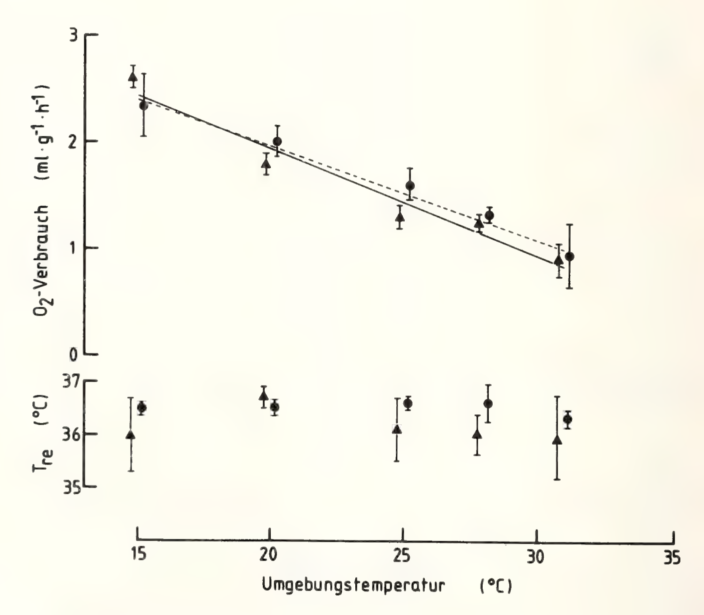


Abb. 5. O_2-Verbrauch und Rektaltemperatur nach Zugabe von Nestbaumaterial bei Umgebungstemperaturen von 15–31 °C und 50 % r.F.; Mittelwerte und Standardabweichungen. Dreiecke = Männchen, Kreise = Weibchen. Regressionsgeraden für den O_2-Verbrauch:
——— = Männchen: Y (ml O_2/g·h·°C) = 3,94 − 0,1 ·T_a (r = − 0,96)
– – – = Weibchen: Y (ml O_2/g·h·°C) = 3,7 − 0,087·T_a (r = − 0,93)

Einfluß des Nestbaus auf die Temperaturregulation

Die Möglichkeit zum Bau eines wärmeisolierenden Nestes wirkte sich bei niedrigen Umgebungstemperaturen sowohl auf das Niveau der Rektaltemperatur als auch auf den O_2-Verbrauch aus. Bei beiden Geschlechtern führte die Zugabe von Nestbaumaterial zu einer deutlichen Senkung der über den O_2-Verbrauch meßbaren Wärmeproduktion (Abb. 5). Bei T_a 15 °C ging $\dot{V}O_2$ von ca. 3 ml O_2/g · h ohne Nest auf ca. 2,5 ml O_2/g · h mit Nest zurück, eine Entlastung für den Energiehaushalt von fast 17 %. Der Entlastungseffekt machte sich mit abnehmender Temperatur bei den Weibchen zunehmend stärker bemerkbar als bei den Männchen. Gleichzeitig lag T_{re} bei beiden Geschlechtern um etwa 0,5 °C niedriger als bei gleichen Klimabedingungen ohne Möglichkeit zum Nestbau.

Diskussion

Ein auffallendes Ergebnis der Untersuchungen an *G. perpallidus* sind die geschlechtsspezifischen Unterschiede im Niveau der Rektaltemperatur und des Basalstoffwechsels. T_{re} ist bei den Männchen bei Umgebungstemperaturen von 15–33 °C und unabhängig von den getesteten Feuchtebedingungen immer um ca. 1 °C niedriger als bei den Weibchen. Dies könnte im Zusammenhang stehen mit der ebenfalls bei den Männchen niedrigeren basalen Wärmeproduktion. Bezogen auf den gewichtsspezifischen Erwartungswert für kleine Säugetiere (Morrison et al. 1959) liegt diese bei den Männchen um ca. 32 %, bei den Weibchen dagegen nur um ca. 23 % unter diesem theoretischen Niveau. Bei Wieselmeerschweinchen *(Galea musteloides)* fand Soppa (1982) ebenfalls Unterschiede im Niveau des Basalstoffwechsels (die Männchen haben eine höhere gewichtsspezifische Stoffwechselrate), konnte aber keine geschlechtsspezifischen Unterschiede in der Rektaltemperatur feststellen. Eine um ca. 1 °C höhere Körpertemperatur der Weibchen gegenüber den Männchen ergaben telemetrische Untersuchungen an der afrikanischen Backenmaus *(Saccostomus campestris)*; leider wurde bei der Bestimmung der Stoffwechselrate nicht nach Geschlechtern unterschieden (Uhlig 1982). Geschlechtsspezifische Unterschiede in der Höhe der Körpertemperatur fanden auch Morrison und Ryser (1959) bei *Peromyscus leucopus noveboracensis* und Sumner (1913) bei der Labormaus. Weitere Angaben hierzu lassen sich in der Literatur über kleine Nager nicht finden (Hart 1971), vermutlich weil diesem Punkt bisher noch wenig Beachtung geschenkt wurde. Die adaptive Bedeutung dieser Unterschiede im Wärme- und Energiehaushalt von Männchen und Weibchen bleibt deshalb vorerst noch unklar; ein Zusammenhang mit unterschiedlichen Reproduktionsstrategien kann vermutet werden.

Die thermische Neutralzone von *G. perpallidus* umfaßt einen engen Bereich um 33 °C. Dies stimmt mit den Befunden an anderen Wüstennagern im wesentlichen überein (Tabelle 2). Nach dieser Übersicht ist auch eine relativ niedrige basale Wärmebildung eine gemeinsame Eigenschaft aller kleinen Nagetiere, die heiße Trockengebiete besiedeln. Der in der vorliegenden Untersuchung ermittelte basale O_2-Verbrauch von *G. perpallidus* liegt noch unter dem gewichtsspezifischen Niveau für grabende Wüstennager, wie es sich nach der von Goyal und Ghosh (1983) erstellten Gleichung errechnen läßt. Der Basalstoffwechsel von *Meriones unguiculatus,* einer Art, die in ariden Gebieten mit wesentlich niedrigeren Umgebungstemperaturen vorkommt (z. T. Boden mit Permafrost), ist dagegen deutlich höher (Robinson 1959; Luebbert et al. 1979; Weiner und Gorecki 1981).

Die adaptive Bedeutung eines niedrigen basalen Energieumsatzes für Säugetiere in tropischen und subtropischen Wüsten ist bereits ausführlich erörtert worden (Zusammenfassung bei Schmidt-Nielsen 1964). Sie liegt im wesentlichen in einem sparsamen Umgang mit den Nahrungsresourcen und in der Reduktion der mit der Atmung auftretenden Wasserverluste.

Tabelle 2

Thermische Neutralzone (TNZ), Basalstoffwechsel (BMR) und Wärmedurchgangszahl (C) bei einigen Cricetidae und Muridae der paläarktischen und äthiopischen Region

Spezies	Gewicht (g)	TNZ (°C)	BMR (ml O_2/g·h)	C (ml O_2/g·h·°C)	Quelle
CRICETIDAE					
Tatera indica	125	–	–	0,062 (0,69)	GOSH et al. (1979)
Tatera indica	86,8	29–34	0,87 (0,76)	–	GOYAL et al. (1981)
Meriones hurrianae	72,3	30–35	0,74 (0,62)	–	dto.
Meriones hurrianae	69	–	0,79 (0,65)	0,11 (0,91)	GOYAL et al. (1982)
Gerbillus pyramidum[1]	108	30	0,82 (0,76)	0,102 (1,06)	ROBINSON und HENRICKSON (1961)
Gerbillus pyramidum	53	–	–	0,16 (1,16)	HABEREY und KAYSER (1959)
Gerbillus gleadowi	26,1	–	–	0,156 (0,79)	GHOSH et al. (1979)
Gerbillus allenbyi	35,3	28–35	1,10 (0,76)	0,126 (0,75)	HAIM (1984)
Gerbillus nanus	28,4	33	0,78 (0,51)	0,146 (0,78)	dto.
Gerbillus perpallidus					vorliegende Arbeit
♂♂ 50 % r. F.	54–67	33	0,83 (0,68)	0,133–0,185 (0,98–1,32)	
♀♀ 50 % r. F.	47–53	33	1,0 (0,77)	0,133–0,185 (0,92–1,22)	
MURIDAE					
Malacothrix typica	21,7	33	0,95 (0,57)	0,169 (0,78)	KNIGHT und SKINNER (1981)
Saccostomus campestris	105	30	0,74 (0,68)	0,113–0,153 (1,16–1,57)	UHLIG (1982)
Acomys cahirinus	42	–	1,1 (0,79)	0,117 (0,76)	SHKOLNIK und BORUT (1969)
Acomys russatus	51	–	0,8 (0,61)	0,122 (0,87)	dto.
Acomys russatus	60	33–37	0,75 (0,56)	0,152 (1,18)	HAIM und BORUT (1981)

[1] Den Gewichtsangaben nach wahrscheinlich eine *Meriones*-Art (*crassus*?). Zahlen in Klammern = Verhältnis zwischen Meßwert und gewichtsspezifischem Erwartungswert nach den Formeln von MORRISON et al. (1959) für BMR und von HERREID und KESSEL (1967) für C.

Wesentlich unklarer als die adaptiven Konsequenzen eines niedrigen Energieumsatzes erscheint die Bedeutung der Wärmedurchgangszahl (thermal conductance). Für die bisher untersuchten wüstenbewohnenden Nager finden sich in der Literatur überwiegend niedrige Wärmedurchgangszahlen (Tab. 2). Dies wird als Adaptation an ihren Lebensraum interpretiert (GOYAL und GHOSH 1983), da die meisten Arten nachtaktiv sind und eine niedrige Wärmedurchgangszahl die energetischen Kosten für die Temperaturregulation in den oft kalten Wüstennächten reduziert. Die Ergebnisse an *G. perpallidus* weichen hiervon ab: Wie in Tabelle 1 gezeigt, ist bei dieser Art die Wärmedurchgangszahl keine konstante Größe. Bei Temperaturen von 15–20 °C entspricht sie mehr oder weniger dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nach HERREID und KESSEL (1967), liegt bei höheren Temperaturen aber deutlich darüber. Ähnliche Verhältnisse fand UHLIG (1982) auch bei *Saccostomus campestris.*

Zum Teil lassen sich diese Unterschiede durch den uneinheitlichen Modus in der Berechnung der Wärmedurchgangszahl erklären. In vielen Fällen wird die Steigung der Regressionsgeraden für den O_2-Verbrauch unterhalb der TNZ als Wärmedurchgangszahl angegeben; hierbei bleiben jedoch eventuelle Veränderungen im Niveau der Körpertemperatur unberücksichtigt. Diese Methode führt immer zu niedrigeren Werten als die allge-

mein übliche Form der Berechnung nach der in Tabelle 1 angegebenen Gleichung. Auch für *G. perpallidus* läge danach die Wärmedurchgangszahl deutlich unter dem Erwartungswert (vgl. Abb. 2). Die Unsicherheit in bezug auf die geeignetste Methode zur Berechnung der Wärmedurchgangszahl wird auch dadurch verdeutlicht, daß SHKOLNIK und BORUT (1969) für *Acomys russatus* einen wesentlich niedrigeren Wert angeben als HAIM und BORUT (1981) in einer neueren Untersuchung.

Es ist daher fraglich, ob die bisher vorliegenden Daten eine ausreichend sichere Grundlage für die Ansicht bieten, daß für nachtaktive, grabende Wüstennager eine niedrige Wärmedurchgangszahl typisch ist. Dies umso mehr als die adaptive Bedeutung im Sinne einer Energieersparnis nicht eindeutig klar ist, weil die Untersuchungen in der Regel an schlafenden oder ruhenden Tieren während des Tages durchgeführt wurden. Es erscheint nicht ohne weiteres gerechtfertigt, die so erhaltenen Werte auf die ganz anderen Bedingungen für aktive Tiere bei Nacht zu übertragen, da auch circadiane Veränderungen der Wärmedurchgangszahl bekannt sind (ASCHOFF 1981). Außerdem ist zu berücksichtigen, daß für grabende Säugetiere im allgemeinen eine hohe Wärmedurchgangszahl charakteristisch ist (MCNAB 1966; MÜLLER et al. 1979). Ein abschließendes Urteil über die adaptive Bedeutung der Wärmedurchgangszahl bei grabenden Wüstennagern erscheint daher vorerst nicht möglich.

Die evaporativen Wasserverluste von *G. perpallidus* liegen im Vergleich mit anderen Wüstennagern relativ niedrig. Bezogen auf den O_2-Verbrauch betragen sie ca. 0,8 mg H_2O/ml O_2 bei 25 % r. F. und ca. 0,5 mg H_2O/ml O_2 bei 50 % r. F. Diese Werte liegen in einem ähnlichen Bereich wie bei einigen nordamerikanischen Wüstennagern, aber deutlich niedriger als bei den meisten bisher untersuchten afrikanischen, indischen und australischen Arten (Zusammenfassung bei GOYAL et al. 1982). Allerdings sind die Angaben nur bedingt vergleichbar, da die Untersuchungen hinsichtlich der Feuchtewerte, denen die Tiere ausgesetzt waren, stark variieren. Der Einfluß des Feuchtegehaltes der Luft auf die evaporativen Wasserverluste wird aber in der vorliegenden Arbeit deutlich; vergleichbare Auswirkungen konnten auch bei anderen Arten nachgewiesen werden (EWING und STUDIER 1973; KAY 1977; CHRISTIAN 1978; WELCH 1980). Diese Befunde unterstreichen die Bedeutung des Anlegens von unterirdischen Wohnhöhlen für eine günstigere Gestaltung der Wasserbilanz in ariden Lebensräumen.

Ähnlich positive Auswirkungen für den Energiehaushalt hat der Nestbau. Bei *G. perpallidus* führte die Zugabe von Nestbaumaterial in die Atmungsküvette bei niedrigen Außentemperaturen zu einem erheblichen Rückgang des O_2-Verbrauchs. Daß der Effekt bei den Weibchen stärker war, könnte man auf einen ausgeprägteren Nestbautrieb und eine damit verbundene sorgfältigere Konstruktion des Nestes zurückführen. Bei der Weißfußmaus *(Peromyscus leucopus noveboracensis)* fanden GLASER und LUSTICK (1975), daß bei 5 °C Umgebungstemperatur der Bau eines Nestes den Energieverbrauch halbierte. Auf gleiche Temperaturbedingungen extrapoliert, ergibt sich für *G. perpallidus* eine Energieersparnis von 22 % mit Nest gegenüber der Situation ohne Nest. Vermutlich ist der Effekt unter natürlichen Bedingungen noch deutlicher, wobei das „Kontaktliegen" bei sozialen Arten die Bilanz noch günstiger gestalten kann (GLASER und LUSTICK 1975).

Insgesamt haben die Untersuchungen gezeigt, daß der Energie- und Wärmehaushalt von *G. perpallidus* im wesentlichen mit den Befunden an anderen dunkelaktiven und grabenden Wüstennagern übereinstimmt. Danach scheint die Reduktion des basalen Energieumsatzes eine wichtige Voraussetzung für das Überleben in den Trockengebieten der Tropen und Subtropen zu sein; dies führt sowohl zu einer Energie- als auch zu einer Wassereinsparung. Unklar bleibt dagegen die Bedeutung der Wärmedurchgangszahl: Hier stehen sich die Erfordernisse für einen sparsamen Umgang mit der Körperwärme und die Notwendigkeit einer ausreichenden Wärmeabfuhr insbesondere während der Grabtätigkeit entgegen. Der Umstand, daß bei *G. perpallidus* die Wärmedurchgangszahl nicht konstant ist, sondern mit fallender Umgebungstemperatur abnimmt, wird diesen Anforde-

rungen in idealer Weise gerecht. Ähnliches gilt auch für die afrikanische Backenmaus (Uhlig 1982). Sorgfältige Untersuchungen an weiteren Arten sind erforderlich, um zu sehen, ob diesem Phänomen eine allgemeinere Bedeutung zukommt.

Zusammenfassung

Untersucht wurden die Auswirkungen eines unterschiedlichen Feuchtegehaltes der Luft auf die thermoregulatorischen Reaktionen von *Gerbillus perpallidus*. Die Rektaltemperatur der Weibchen liegt bei 15–33 °C um ca. 1 °C höher als bei den Männchen. Der niedrigste O_2-Verbrauch tritt bei 33 °C auf (= thermische Neutralzone) und liegt bei den Männchen ca. 32 %, bei den Weibchen ca. 23 % unter dem Erwartungswert. Ein Einfluß des Feuchtegehaltes der Luft auf den O_2-Verbrauch läßt sich nicht nachweisen. Die Wärmedurchgangszahl ist keine konstante Größe, sondern entspricht bei 15–20 °C dem Erwartungswert, liegt bei höheren Temperaturen aber deutlich darüber. Die evaporative Wasserabgabe reduziert sich in thermisch neutraler Umgebung von ca. 0,8 mg H_2O/ml O_2 bei 25 % r. F. auf ca. 0,5 mg H_2O/ml O_2 bei 50 % r. F. Der Bau eines Nestes führt zu einer spürbaren Entlastung des Energiehaushaltes, bei den Weibchen bei 15 °C um fast 17 % gegenüber der Situation ohne Nest. Die Ergebnisse zeigen, daß *G. perpallidus* im Bereich des Energiehaushaltes im wesentlichen die gleichen Anpassungen entwickelt hat wie die meisten anderen wüstenbewohnenden Nagetiere.

Literatur

Aschoff, J. (1981): Der Tagesgang der Körpertemperatur und der Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren als Funktion des Körpergewichtes. Z. Säugetierkunde **46**, 201–216.

Buffenstein, R. (1984): Energy and water balance during torpor and hydropenia in the pigmy gerbil, *Gerbillus pusillus*. J. Comp. Physiol. B **154**, 535–544.

Christian, D. P. (1978): Effects of humidity and body size on evaporative water loss in three desert rodents. Comp. Biochem. Physiol. **60A**, 425–430.

Ewing, W. G.; Studier, E. H. (1973): A method for control of water vapor pressure and its effect on metabolism and body temperature in *Mus musculus*. Comp. Biochem. Physiol. **45A**, 121–125.

Fiedler, U. (1974): Beobachtungen zur Biologie einiger Gerbillinen, insbesondere *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*, (Myomorpha, Rodentia) in Gefangenschaft. II. Ökologie. Z. Säugetierkunde **39**, 24–41.

Glaser, H.; Lustick, S. (1975): Energetics and nesting behavior of the northern white-footed mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis*. Physiol. Zool. **48**, 105–113.

Ghosh, P. K.; Goyal, S. P.; Prakash, I. (1979): Metabolism and ecophysiology of Rajasthan desert rodents. Thermoregulation at a moderately low temperature (21 °C) during winter. J. Arid Environments **2**, 77–83.

Goyal, S. P.; Ghosh, P. K. (1983): Body weight exponents of metabolic rate and minimal thermal conductance in burrowing desert rodents. J. Arid Environments **6**, 43–52.

Goyal, S. P.; Ghosh, P. K.; Prakash, I. (1981): Significance of body fat in relation to basal metabolic rate in some Indian desert rodents. J. Arid Environments **4**, 59–62.

— (1982): Energetic aspects of adaptation in the Indian gerbil *Meriones hurrianae* Jerdon. J. Arid Environments **5**, 69–75.

Haberey, P.; Kayser, C. (1959): Etude de la thermogenèse au froid de quelques Rongeurs d'origine saharienne. C. R. Soc. Biol. **153**, 1842–1844.

Haim, A. (1984): Adaptive variations in heat production within gerbils (genus *Gerbillus*) from different habitats. Oecologia **61**, 49–52.

Haim, A.; Borut, A. (1981): Heat production and dissipation in golden spiny mice, *Acomys russatus* from two extreme habitats. J. Comp. Physiol. B **142**, 445–450.

Hart, J. S. (1971): Rodents. In: Comparative Physiology of Thermoregulation. Ed. by G. C. Whittow. New York, London: Academic Press. Vol. 2, 1–149.

Herreid, C. F.; Kessel, B. (1967): Thermal conductance in birds and mammals. Comp. Biochem. Physiol. **21**, 405–414.

Heyder, G. (1968): Zucht und Gefangenschaftsbiologie der Wüstenrennmaus *Gerbillus pyramidum* Geoffroy 1825. Z. Versuchstierk. **10**, 298–313.

Kay, F. R. (1977): Environmental physiology of the banner-tailed kangaroo rat. II. Influences of the burrow environment on metabolism and water loss. Comp. Biochem. Physiol. **57A**, 471–477.

Knight, M. H.; Skinner, J. D. (1981): Thermoregulatory, reproductive and behavioural adaptations of the big eared desert mouse, *Malacothrix typica* to its arid environment. J. Arid Environments **4**, 137–145.

Lay, D. M. (1983): Taxonomy of the genus *Gerbillus* (Rodentia: Gerbillinae) with comments on the applications of generic and subgeneric names and an annotated list of species. Z. Säugetierkunde 48, 329–354.

Luebbert, S. J.; McGregor, L. E.; Roberts, J. C. (1979): Temperature acclimation in the

Mongolian gerbil *(Meriones unguiculatus)*: changes in metabolic rate and the response to norepinephrine. Comp. Biochem. Physiol. **63A**, 169–175.
McNab, B. K. (1966): The metabolic rate of fossorial rodents: A study of convergence. Ecology **47**, 712–733.
Morrison, P. R. (1960): Some interrelations between weight and hibernation function. In: Mammalian Hibernation. Ed. by C. P. Lyman and A. R. Dawe. Harvard: Bull. Mus. Comp. Zool.
Morrison, P. R.; Ryser, F. A. (1959): Body temperature in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis*. Physiol. Zool. **32**, 90–103.
Morrison, P. R.; Ryser, F. A.; Dawe, A. R. (1959): Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus*. Physiol. Zool. **32**, 256–271.
Müller, E. F.; Kamau, J. M. Z.; Maloiy, G. M. O. (1979): O_2-uptake, thermoregulation and heart rate in the springhare *(Pedetes capensis)*. J. Comp. Physiol. B **133**, 187–191.
Müller, E. F.; Rost, H. (1983): Respiratory frequency, total evaporative water loss and heart rate in the kinkajou (*Potos flavus* Schreber). Z. Säugetierkunde **48**, 217–226.
Osborn, D. J.; Helmy, I. (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). Fieldiana Zool. New Ser. no. **5**.
Robinson, P. F. (1959): Metabolism of the gerbil, *Meriones unguiculatus*. Science **130**, 502–503.
Robinson, P. F.; Henrickson, R. V. (1961): Metabolism of *Gerbillus pyramidum*. Nature **190**, 637–638.
Schmidt-Nielsen, K. (1964): Desert animals. Physiological problems of heat and water. Oxford: Clarendon Press.
Shkolnik, A.; Borut, A. (1969): Temperature and water relations in two species of spiny mice *(Acomys)*. J. Mammalogy **50**, 245–255.
Soppa, D. (1982): Physiologisch-ökologische Untersuchungen am Wieselmeerschweinchen (*Galea musteloides* Meyen, 1833). Staatsexamensarbeit, Tübingen.
Sumner, F. B. (1913): The effects of atmospheric temperature upon the temperatures of mice. J. Exp. Zool. **15**, 315–377.
Uhlig, A. (1982): Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Temperaturregulation des afrikanischen Hamsters *Saccostomus campestris* Peters (1846). Dissertation, Tübingen.
Weiner, J.; Gorecki, A. (1981): Standard metabolic rate and thermoregulation in five species of Mongolian small mammals. J. Comp. Physiol. B **145**, 127–132.
Welch, W. R. (1980): Evaporative water loss from endotherms in thermally and hygrically complex environments: An empirical approach for interspecific comparisons. J. Comp. Physiol. B **139**, 135–143.

Anschrift des Verfassers: Dr. Ewald Müller, Institut für Biologie III, Abt. Physiologische Ökologie, Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen 1

Knorpelstrukturen im Vorderkopf des Pottwals *Physeter macrocephalus*

Von G. Behrmann und M. Klima

Institut für Meeresforschung, Abt. Nordseemuseum, Bremerhaven, und Zentrum der Morphologie der Universität Frankfurt am Main

Eingang des Ms. 24. 4. 1985

Abstract

Cartilaginous structures in the forehead of the sperm whale Physeter macrocephalus

Although the anatomy of the sperm whale head was intensively studied, no skeletal parts within the soft tissues of the big forehead are mentioned in the literature as yet. Nevertheless, the appearing of a cartilaginous rudiment extending diagonally through the whole soft parts in the head of sperm whale embryos leads to the supposition that the remnants of this embryonic element (tectum nasi with cupulae nasi anteriores) may also occur in the adults. In fact, we have found such a skeletal structure in

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5006-0347 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 347–356

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

an adult male sperm whale of 18 m length and 57 metric tons weight, stranded at 20th November 1984 in the outer Weser Estuary (position 53° 45.6′ M. 8° 19.0′ E). The mentioned skeletal structure consists of a slender cartilaginous bar (tectum nasi) extending from the bony nasal cavity in the bottom of the skull to the uppermost end of the head. It is accompanying the left naris through the whole soft forehead up to the blowhole which is surrounded with a ring of cartilaginous plates (cupula nasi anterior sinistra).

Einleitung

Am 20. November strandete bei ablaufendem Wasser im Weserarm Tegeler Rinne, bei der Position 52° 45′6 N und 8° 19′ E, ein ausgewachsener männlicher Pottwal. Da bei der Größe des Tieres eine Gefahr für die Schiffahrt bestand, beauftragte das Wasser- und Schiffahrtsamt Bremerhaven den Rettungskreuzer H. H. Meier mit der Bergung. Gegen 19.00 Uhr am gleichen Tage wurde der Pottwal mit Hilfe eines 100-Tonnen-Krans auf die Kaje am Institut für Meeresforschung gelegt. Bei dieser Aktion konnte das Gewicht des Wales über die ausfahrbaren Gegengewichte ermittelt werden; es betrug etwa 57 Tonnen. Die Messungen ergaben eine Länge von 18 Metern. Die Schwanzfluke war 4 m breit. Durch das Auszählen der Zahnringe errechneten wir ein Alter von 27 Jahren.

Da wir schon bei unseren früheren Untersuchungen des Pottwalkopfes (Behrmann 1984; Klima 1984, 1986; Klima et al. 1986) einige ungewöhnliche Nasenstrukturen bei den Embryonen und Feten gefunden haben, die bisher noch bei keinem anderen Zahnwal gefunden worden sind (Boenninghaus 1903; De Burlet 1913a, 1913b, 1914, 1916; Schreiber 1916; De Beer 1937; Eales 1950; Klima und van Bree 1984, 1985), haben wir der Nase des adulten Pottwals besondere Aufmerksamkeit gewidmet. Grundsätzlich ging es um die Frage, ob und in welcher Form die Reste der embryonalen knorpeligen Nasenkapsel auch beim erwachsenen Pottwal vorhanden sind.

Methode

Die schnell fortschreitende Autolyse (am 21. 11. 1984 wurden im Körper 45 °C gemessen!) ließ uns nur wenig Zeit für anatomische Untersuchungen, so daß wir uns auf wenige Gebiete beschränken mußten. Bei dem auf der rechten Seite liegenden Kopf wurde zunächst von oben herab die Haut mit dem Speck entfernt, wobei die Nasenöffnung ausgespart wurde. Nachdem die freiliegenden Muskeln fotografiert und gezeichnet worden sind, begannen wir von der Nasenspitze her in den Kopf einzudringen. Zunächst wurde die das Nasenloch umgebende Muskulatur entfernt und der das Nasenloch umgebende Knorpel soweit wie möglich freigelegt. Danach wurde in größeren Querschnitten der Verlauf der Nasenröhren und der anliegenden Strukturen bis zur Schädelbasis verfolgt. Von den knorpeligen Strukturen sind Gewebsproben entnommen worden für spätere histologische Untersuchungen. Anschließend ist der abgefleischte Schädel zum osteologischen Präparat verarbeitet worden (Behrmann 1985).

Ergebnisse

Während der embryonalen Entwicklung ähnelt die knorpelige Nasenkapsel des Pottwals zunächst dem allgemeinen Grundmodell der Nasenkapsel aller Zahnwale (Abb. 1A). Die Nasenscheidewand (Septum nasi) bildet eine hohe, annähernd dreieckige Platte, deren vordere Kante steil nach unten abfällt. Die Elemente des ursprünglichen Nasenbodens (Solum nasi) haben ihre Verbindung mit der Nasenscheidewand verloren und verlagerten sich nach oben. Die Seitenwand (Paries nasi) mit dem Nasendach (Tectum nasi) sind zu einem zusammengedrungenen Wulst verschmolzen, der links und rechts von der hinteren oberen Kante der Nasenscheidewand nach unten abbiegt.

Im weiteren Ablauf der Morphogenese weicht jedoch der embryonale knorpelige Nasenschädel des Pottwals sehr stark von dem der übrigen Zahnwale ab (Abb. 1B, 1C, 2). Aus der vorderen Kante der Nasenscheidewand erheben sich zwei mächtige Vorsprünge.

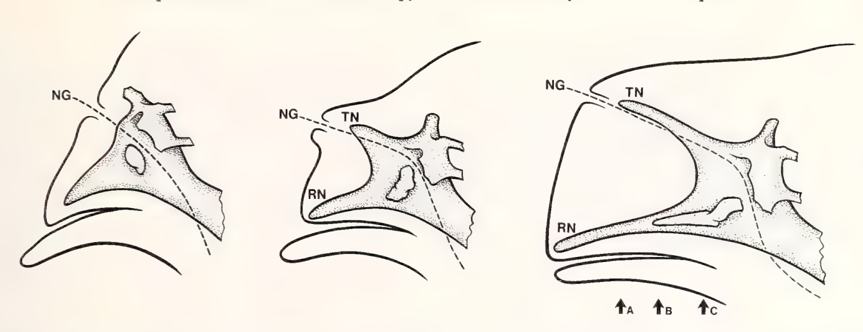


Abb. 1. Veränderung der Kopfform des Pottwals im Zusammenhang mit der Entwicklung des embryonalen knorpeligen Nasenschädels bei drei Embryonalstadien in der Größenordnung von 40, 90 und 170 mm Körperlänge. Zu beachten ist die ungewöhnliche Entfaltung des Nasendachs (Tectum nasi – TN) als Leitstruktur für die Nasengänge (NG) und als Schrittmacher für die typische Vorwölbung des Pottwalkopfes. Das lange knorpelige Rostrum nasi (RN) wird später von knöchernen Elementen umhüllt und in den Oberkiefer einbezogen. Das Nasendach dagegen wird von keinen knöchernen Elementen begleitet. Es bleibt als schmaler isolierter Knorpelstab auch beim adulten Pottwal erhalten. (Zeichnung: H. Schneeberger, Frankfurt/M.)

Der untere läuft als Fortsetzung der unteren Kante des Septum nasi fast waagerecht nach vorn. Er entspricht dem Rostrum nasi, ist aber viel länger und schmaler, als bei vergleichbaren Stadien anderer Zahnwale.

Der obere Vorsprung erhebt sich aus der Stelle, wo sich das Vorderende des Nasendachs (Tectum nasi) befindet. Zusammen mit den verformten Anlagen der beiden Nasenkuppeln (Cupulae nasi anteriores), von denen später die rechte zurückgebildet wird, breitet sich das Material des Tectum nasi schräg nach vorn oben aus. Die Strukturen bilden in ihrer Gesamtheit einen langen knorpeligen Stab, de sich diagonal durch den ganzen weichen Vorderkopf erstreckt. Dieser knorpelige Stab ist der maßgebende Wachstumfaktor, der den ganzen Vorderkopf in die Höhe und Länge treibt und somit für die Entstehung und Ausformung des typischen riesigen Pottwalkopfes schon während der embryonalen Zeit verantwortlich wird. Er dient gleichzeitig als Stütze der Nasengänge, wobei während der embryonalen Entwicklung eine zunehmende Bindung zwischen ihm und dem linken Nasengang zu beobachten ist (Abb. 1B, 1C, 2).

Aufgrund dieser embryonalen Befunde haben wir auch bei dem von uns untersuchten Pottwalbullen nach den entsprechenden Knorpelstrukturen gesucht.

Der untere Vorsprung der embryonalen Nasenscheidewand, das Rostrum nasi, ist erhalten als ein massiver Knorpelstab, der sich an der Skelettbildung des Oberkiefers beteiligt. Der Knorpel erstreckt sich von der knöchernen Trennwand zwischen den beiden Nasengängen der Schädelbasis bis weit nach vorn zu der Oberkieferspitze. Er liegt mehr oder weniger symmetrisch in der Medianebene, eingebettet zwischen den knöchernen Teilen des Oberkiefers. Lateral von ihm, links und rechts, liegen die beiden Praemaxillaria, ventral und kaudal der Vomer.

Den oberen Vorsprung der embryonalen Nasenscheidewand, des Tectum nasi, haben wir ebenfalls als erhaltene Knorpelstruktur feststellen können. Dieser Knorpel ist allerdings nicht so massiv, wie das knorpelige Rostrum. Das Tectum bildet eine schmale, von lateral her abgeflachte Leiste, die sich diagonal durch den ganzen weichen Vorderkopf erstreckt (Abb. 3, 4). Sie zeigt die gleichen topographischen Verhältnisse, die wir bei den Embryonen und Feten festgestellt haben. Kaudal heftet sich das Tectum an die knöcherne Scheidewand zwischen den beiden Nasengängen. Die knöchernen Nasengänge des Pottwalschädels sind ungleich groß: der linke ist viel größer als der rechte. Sie liegen asymmetrisch: der linke ist sehr stark nach lateral verlagert. Dadurch bekommt auch die knöcherne Scheidewand eine ausgeprägte Asymmetrie (Abb. 5). Ihr unterer, rostraler Teil,

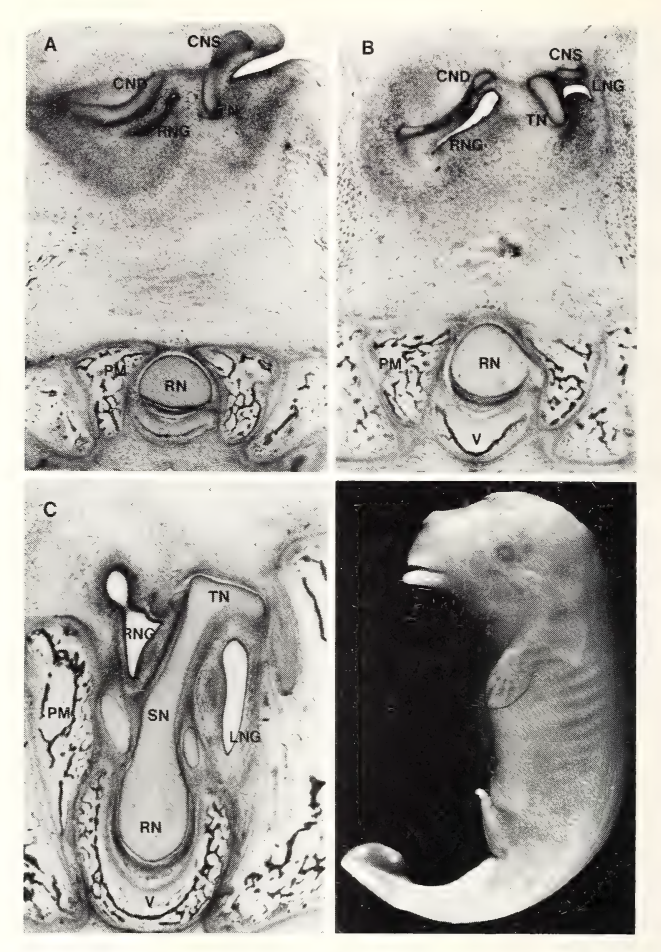


Abb. 2. Physeter macrocephalus, Embryo von 150 mm Körperlänge, Querschnitte in der Ebene der Nasenöffnung (A), etwa durch die Mitte (B) und durch die Basis (C) des oberen Vorderkopfes. Die Lage der Schnittebenen wird aus der Abbildung 1C ersichtlich. CND: Cupula nasi anterior dextra; CNS: Cupula nasi anterior sinistra; LNG: linker Nasengang; NO: Nasenöffnung; PM: Praemaxillare; RN: Rostrum nasi; RNG: rechter Nasengang; SN: Septum nasi; TN: Tectum nasi; V: Vomer. Material: Petra Deimer, Hamburg; Fotos: Monika Dehio-Seel (histologische Schnitte) und Jörg Herforth (Embryo), Frankfurt/M.

wird vom Vomer gebildet, der an dieser Stelle leicht nach links abbiegt. Zum oberen Vomerrand schließt sich der obere, kaudale Teil der Nasenscheidewand an. Dieser wird vom stark verformten Ethmoidale (wahrscheinlich nur vom Mesethmoid) gebildet, das weit nach links abbiegt und in einem geschwungenen Bogen seine Orientierung von vertikal nach horizontal ändert. Dadurch entsteht eine muschelartige Überdachung des linken Nasengangs. Die vordere Kante dieser Überdachung zeigt unregelmäßig geformtes rauhes Oberflächenrelief, das als Anheftungsstelle für das knorpelige Tectum dient (Abb. 5B). Dementsprechend überspannt hier auch das knorpelige Tectum den linken knöchernen Nasengang. Der Knorpel hat hier eine Breite von 45 cm und ist bis zu 35 mm dick. Das Tectum begleitet dann den aufsteigenden weichen Nasengang der linken Seite nach rostral. Dabei verlagert es seine ursprünglich horizontale Lage immer mehr in die senkrechte. Etwa in der Mitte des Kopfes verläuft das Tectum schon fast senkrecht im geringem Abstand

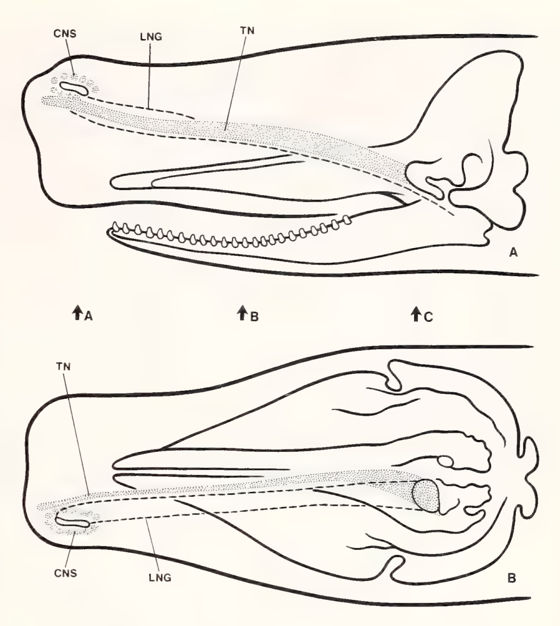


Abb. 3. Schematische Darstellung des Kopfes vom adulten Pottwal von der Seite (A) und von oben (B). Aus dem knöchernen Schädel ragt nach vorn ein Knorpelstab, der diagonal durch den ganzen weichen Vorderkopf zieht und einem Überrest des embryonalen knorpeligen Nasendachs (Tectum nasi – TN) entspricht. Er begleitet den linken Nasengang (LNG) seiner ganzen Länge nach bis zur Nasenöffnung (NO), die ebenfalls vom Knorpel umrandet wird (Reste der embryonalen Cupula nasi anterior sinistra – CNS). Die Darstellung ist stark schematisiert; der rechte Nasengang sowie die Luftsäcke sind nicht eingezeichnet. (Zeichnung: H. Schneeberger, Frankfurt/M.)

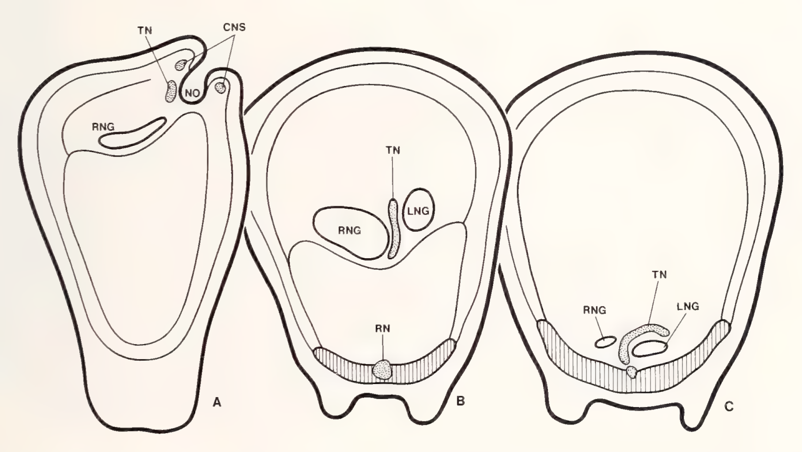


Abb. 4. Schematisierte Querschnitte durch den Vorderkopf des adulten Pottwals. Die Lage der Schnittebenen (A, B, C) wird aus der Abb. 3 ersichtlich. Dargestellt ist die Nasenöffnung (NO) und der Verlauf des linken (LNG) und des rechten Nasengangs (RNG) im Zusammenhang mit den Knorpelstrukturen des Tectum nasi (TN), der Cupula nasi anterior sinistra (CNS) und des Rostrum nasi (RN). (Zeichnung: H. Schneeberger, Frankfurt/M.)

vom linken Nasengang. Hier ist der Knorpel 32 cm hoch und 18 mm dick. Zum Nasenloch hin verjüngt sich der Knorpel immer mehr. An der Nasenspitze ist er nur noch 10 cm hoch und 5 bis 8 mm dick. Die Gesamtlänge des knorpeligen Tectum von der Schädelbasis bis zur Nasenspitze beträgt etwa 5 m. Seine Lage zeigt deutliche Asymmetrie. Als Begleitstruktur des linken Nasengangs weicht das Tectum zusammen mit ihm stark nach links ab, vor allem sein rostrales Ende. Der Knorpel zieht durch den Vorderkopf völlig isoliert, ohne Begleitung von irgendwelchen knöchernen Strukturen.

Die linke embryonale Nasenkuppel, die Cupula nasi anterior sinistra, bleibt erhalten in Form von mehreren massiven Knorpelstücken, die zusammen eine ringförige Umrandung

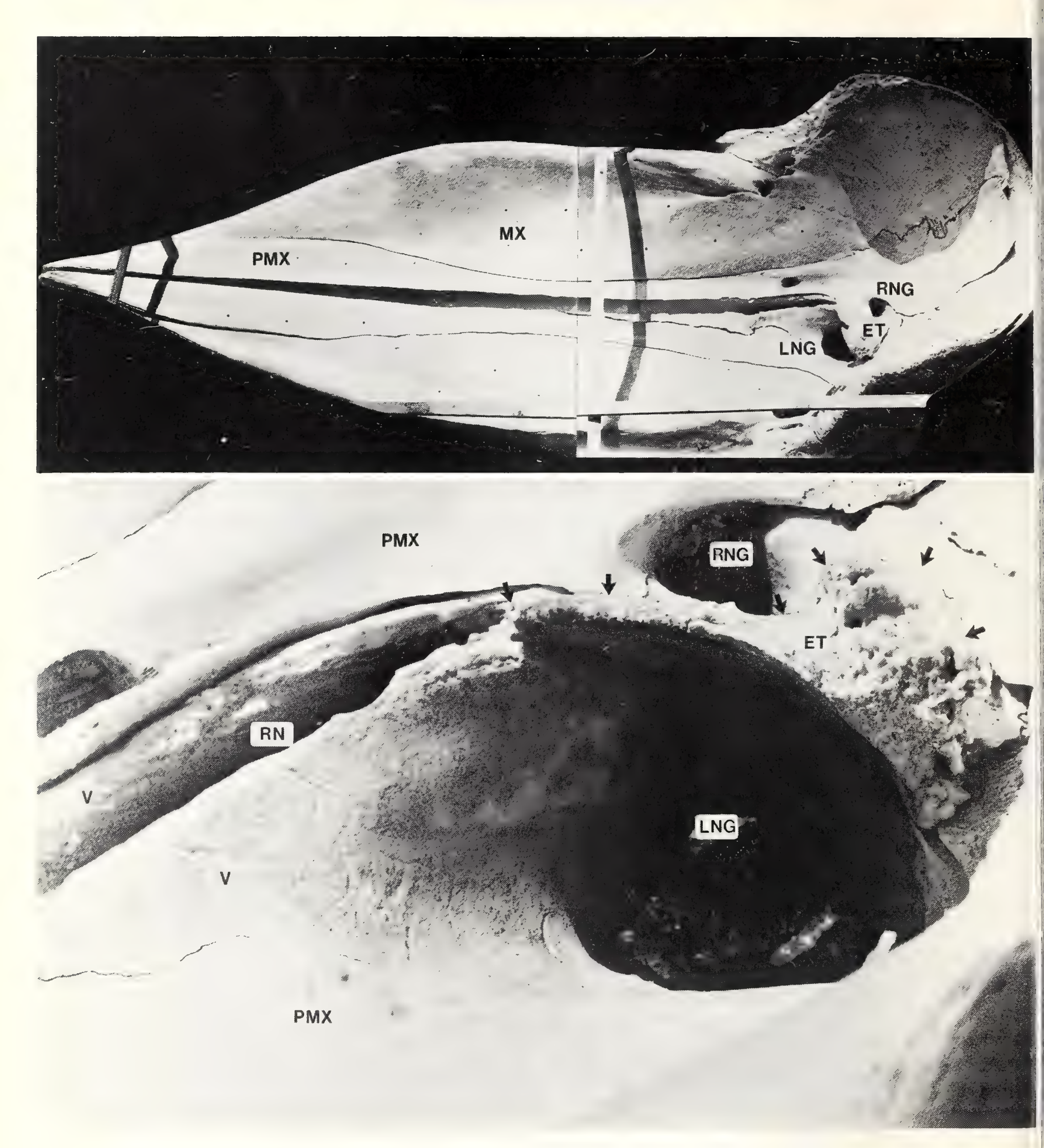


Abb. 5. Der knöcherne Schädel vom adulten Pottwal. Oben die Gesamtansicht etwas schräg von oben lateral (A), unten die Detailansicht der knöchernen Scheidewand zwischen den beiden Nasengängen schräg von vorn-oben lateral (B). Zu beachten ist der asymmetrisch nach links orientierte durchgehende Bogen vom Vomer (V) zum Ethmoidale (ET), so wie die rauhe und poröse Oberfläche der vorderen Ethmoidkante (Pfeile), die als Anheftungsfläche für das knorpelige Tectum nasi dient. Die Aufnahme entstand während der Präparierarbeiten, daher sind Holzstäbe und ihre Schatten sichtbar. ET: Ethmoidale; LNG: linker Nasengang; MX: Maxillare; PMX: Praemaxillare; RN: Rinne für das knorpelige Rostrum nasi; RNG: rechter Nasengang; V: Vomer

der linken Nasenöffnung bilden. Der Durchmesser des gesamten Knorpelrings beträgt etwa 80 cm, die einzelnen Knorpelstücke sind bis 20 cm groß. Die Knorpeln sind eingelagert in dicken bindegewebigen Polstern, mit denen zusammen sie die Ursprungsfläche für die Muskulatur der Nasenöffnung bilden. Im Gegensatz zu den übrigen Zahnwalen liegt die Nasenöffnung beim Pottwal nicht am Scheitelpol des Schädels, sondern an der oberen Spitze des riesigen bugförmigen Vorderkopfes, der das bekannte Spermacetiorgan beinhaltet. Die beiden, sehr langen Nasengänge, asymmetrisch und ungleich groß, ziehen in unterschiedlichen Höhen schräg durch das Walratgewebe des Spermacetiorgans. Nur der linke Nasengang dient der direkten Luftversorgung und mündet an der Oberfläche als Nasenöffnung. Der rechte, etwas umgewandelte Nasengang, hat keine direkte Beziehung zur Nasenöffnung. Die in den frühen embryonalen Stadien noch vorhandene rechte Nasenkuppel, Cupula nasi anterior dextra, ist beim adulten Pottwal nicht mehr vorhanden.

Diskussion

Über das Vorkommen eines relativ großen knorpeligen Rostrum nasi beim Pottwal sind wir schon lange und aus mehreren Quellen unterrichtet. An mazerierten Schädeln sieht man zwischen den beiden Praemaxillaria, an der Stelle, wo sich der Knorpel befand, eine breite Lücke. Nur in wenigen Sammlungen gibt es Pottwalschädel mit erhaltenem Knorpelmaterial des Rostrum, so z. B. im British Museum, Natural History, London (Arvy und Pilleri 1983). Bei fast allen untersuchten Zahnwalen ist das knorpelige Rostrum sehr groß, verglichen mit den meisten Landsäugern. Es hat offensichtlich die Aufgabe, während der embryonalen Entwicklung das Wachstum und die Formbildung des Kopfes einzuleiten, noch bevor die knöchernen Elemente erscheinen (Klima und van Bree 1985). Auch beim Pottwal sollte das Rostrum die Wachstumsprozesse während der Embryonalzeit maßgebend beeinflussen (Klima et al. 1986). Bei adulten Zahnwalen könnte das Knorpelgewebe des Rostrum durch seine ausgezeichneten schalleitenden Eigenschaften im Dienste des Echolotsystems stehen (Pilleri et al. 1983; Purves und Pilleri 1983). In der Literatur wird das knorpelige Rostrum nasi der Zahnwale sehr unterschiedlich genannt: cartilago nasalis (Kuzmin 1976), cartilaginous vomer (Clarke 1967a), vomerine cartilago, rostrum (Pilleri et al. 1983) etc.

Die von uns beschriebenen knorpeligen Strukturen des Tectum nasi und der Cupula nasi anterior sind in der Literatur bisher noch nicht erwähnt worden. Keiner der Autoren, die den Pottwalkopf untersucht haben (Pouchet und Beauregard 1885, 1889; Beddard 1915, 1919; Raven und Gregory 1933; Schenkkan und Purves 1973; Kuzmin 1976; Clarke 1978a, 1978b, 1979a, 1979b) hat je einen Knorpel in den sogenannten weichen Teilen des riesigen Vorderkopfes gefunden. Weder in der Literatur, die sich mit dem Pottwal speziell befaßt (Matthews 1938; Berzin 1971; Norris und Harvey 1972; Arvy und Pilleri 1983), noch in den wichtigsten Standardwerken über Wale (Kükenthal 1983; Kellogg 1928; Slijper 1936, 1962; Walker 1964; Watson 1981 u. a.) findet man Hinweise auf das Vorhandensein von Knorpelgewebe im Vorderkopf des Pottwals. Nur bei wenigen untersuchten Feten sind in diesem Zusammenhang einige Knorpelstrukturen erwähnt worden, allerdings nur ungenau und ohne begründete morphologische Zuordnung. So erwähnen Schenkkan und Purves (1973), daß es bei der stammesgeschichtlichen Entstehung des Spermacetiorgans einen hypothetischen Vorläufer des Pottwals geben könne, bei dem die ursprüngliche Anlage des Spermacetiorgans rechts von dem knorpeligen Septum liegen müsse. In einer stark schematisierten Abbildung sind dann die Umrisse dieses Knorpels eingezeichnet und auch die Struktur, die in der gleichen Zeichnung im vereinfachten Querschnitt des fetalen Pottwalkopfes eingezeichnet ist, dürfte diesem Knorpel entsprechen. Clarke (1978a) erwähnt einen „knorpeligen Vomer", den er bei einem Fetus in der Ebene des Nasofrontalsacks, also ziemlich weit kaudal, unmittelbar vor

dem knöchernen Hirnschädel gefunden hat. Im rostralen Teil des fetalen Kopfes hat er jedoch keinen Knorpel beobachtet. Auch bei seinen Untersuchungen am Kopf des ausgewachsenen Pottwals, den gründlichsten, die in dieser Hinsicht bisher veröffentlicht wurden, fand CLARKE (1978a, 1978b, 1979a, 1979b) im Vorderkopf des Pottwals keine knorpeligen Strukturen. Er spricht lediglich von „the tough fibrous lining of the narrow left passage" (CLARKE 1978b).

Das Vorkommen des stark entwickelten knorpeligen Tectum nasi beim Pottwal steht zweifellos in funktionellem Zusammenhang mit der Entfaltung des Spermacetiorgans. Obwohl man in der „Melone" anderer Zahnwale ein analoges Organ sehen kann (HOWELL 1930; HUBER 1934; SLIJPER 1962; SCHENKKAN 1973; MEAD 1975), stellt dennoch der Aufbau des Spermacetiorgans beim Pottwal eine einmalige anatomische Erscheinung dar. Daß die knorpelige Anlage des Tectum während der Embryonalzeit eine wichtige Rolle bei der Formbildung und beim Wachstum des riesigen Pottwalkopfes spielt, haben wir schon erwähnt und an einer anderen Stelle ausführlich begründet (DEHIO und DEIMER 1984; KLIMA et al. 1986). Das Verbleiben dieser embryonalen Struktur auch beim adulten Pottwal muß ebenfalls eine funktionelle Bedeutung haben. Wir sehen sie darin, daß das relativ harte und dennoch elastische Gewebe des Knorpels, als einzige feste Struktur des riesigen „weichen" Vorderkopfes, den Nasegängen eine wirksame Stütze bietet. Die enge Bindung des Knorpels an den linken Nasengang, der im Gegensatz zu dem umgewandelten Nasengang der rechten Seite, einen direkten Luftweg zur Versorgung der Lunge bildet, deutet darauf hin, daß diese Verbindung für die Erhaltung der respiratorischen Funktion sorgt. Das Lumen des Nasengangs kann durch diese Verbindung eine größere Stabilität erreichen. Gleichzeitig bietet der Knorpel eine feste Ursprungsfläche für die kompliziert aufgebaute Muskulatur des Nasengangsystems. Wir hoffen durch histologische Analyse des Knorpelgewebes wie auch durch Untersuchungen der Muskulatur diese Problematik genauer zu klären.

Danksagung

Der embryonale Teil unserer Untersuchungen ist am Material aus der Sammlung von Frau PETRA DEIMER, Hamburg, durchgeführt worden. Frau MONIKA DEHIO-SEEL, Frankfurt am Main, stellte uns einige Ergebnisse aus ihrer bisher unveröffentlichten Doktorarbeit zur Verfügung. Beiden genannten Damen sprechen wir an dieser Stelle unseren herzlichen Dank aus.

Zusammenfassung

Der embryonale knorpelige Nasenschädel des Pottwals weicht stark von dem der übrigen Zahnwale ab. Das Nasendach (Tectum nasi mit Cupulae nasi anteriores), welches bei allen bisher untersuchten Zahnwalen fast vollständig reduziert ist, erreicht beim Pottwalembryo eine außerordentlich große Entfaltung. Es bildet einen langen knorpeligen Stab, der sich in diagonaler Orientierung durch den ganzen weichen Vorderkopf erstreckt. Offenbar schon während der frühen embryonalen und fetalen Entwicklungsphase ist dieser Knorpel für das Längen- und Höhenwachstum des Vorderkopfes von entscheidender Bedeutung und trägt damit maßgeblich zur späteren Ausformung des charakteristischen, riesigen Pottwalkopfes bei. Da der genannte Knorpel von der frühen Ontogenese bis in größere Fetalstadien nachgewiesen werden konnte, lag die Vermutung nahe, daß auch beim adulten Pottwal zumindest Überreste davon nachweisbar sein müßten. Dies bestätigte sich bei der Untersuchung eines 18 m langen und 57 Tonnen schweren Pottwalbullen, der am 20. November 1984 in der Weser (Position 53° 45′ 6 N und 8° 19′ E) strandete. Die erwähnte Struktur (Tectum nasi) zieht als schmale Knorpelleiste vom Boden des knöchernen Nasenschädels diagonal durch den ganzen weichen Vorderkopf. Sie begleitet den linken Nasengang bis zu der Nasenöffnung an der Spitze des Vorderkopfes oben links. Die Nasenöffnung ist von einem Ring von Knorpelplatten umgeben (Capula nasi anterior sinistra). Unseres Wissens sind diese Strukturen bisher noch nicht beschrieben worden.

Literatur

ARVY, L.; PILLERI, G. (1983): Le cachalot: *Physeter macrocephalus* (LINNÉ, 1758). In: Quatre cents ans d'observations sur l'hyperoodon, le cachalot et l'orque. Investig. Cetacea **15** (Suppl.), 81–191.

BEDDARD, F. E. (1915): Contributions to the knowledge of the anatomy of the sperm whale *(Physeter macrocephalus)* based upon the examination of a young foetus. Ann. Durban Mus. **1**, 107–124.

— (1919): Further contributions to the anatomy of the sperm whale *(Physeter macrocephalus)* based upon an examination of two additional foetus. Ann. Durban Mus. **2**, 129–148.
Behrmann, G. (1984): Beitrag zur funktionellen Anatomie des Nasen-Rachenraumes beim Pottwal, *Physter macrocephalus* Linné 1758. Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremerhaven **20**, 63–74.
— (1985): Kurzer Vorbericht über den in Bremerhaven angelandeten Pottwal, *Physeter macrocephalus* Linné 1758. Der Präparator **31**, 59–62.
Berzin, A. A. (1971): The sperm whale. Israel program for scientific translations, Jerusalem 1972 (Transl. by E. Hoz and Z. Blake).
Boenninghaus, G. (1903): Der Rachen von *Phocaena communis* LESS. Zool. Jb. Anat. **17**, 1–98.
Clarke, M. R. (1978a): Structure and proportions of the spermaceti organ in the sperm whale. J. mar. biol. Ass., U. K. **58**, 1–17.
— (1978b): Buoyancy control as a function of the spermaceti organ in the sperm whale. J. mar. biol. Ass., U. K. **58**, 27–71.
— (1979a): The head of the sperm whale. Scientific American **240**, 106–117.
— (1979b): Der Kopf des Pottwals. Spektrum der Wissenschaft 21–28 (Übersetzt von I. Horn).
de Beer, G. R. (1937): The development of the vertebrate skull. Oxford: Clarendon Press.
de Burlet, H. M. (1913a): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. I. Über das Primordialcranium eines Embryo von *Phocaena communis.* Morph. Jb. **45**, 523–556.
— (1913b): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. II. Das Primordialcranium eines Embryo von *Phocaena communis* von 92 mm. Morph. Jb. **47**, 645–676.
— (1914): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. IV. Über das Primordialcranium eines Embryo von *Lagenorhynchus albirostris.* Morph. Jb. **49**, 393–406.
— (1916): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. V. Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale Mitgeteilten. Morph. Jb. **50**, 1–18.
Dehio, M.; Deimer, P. (1984): Entwicklung des hochspezialisierten Nasenschädels beim Pottwal *(Physeter macrocephalus).* 58. Hauptvers. Dt. Ges. Säugetierkunde (Kurzfassungen) p. 8.
Eales, N. B. (1950): The skull of the foetal narwhal *Monodon monoceros* L. Phil. Trans. Roy. Soc. London **235** (B 621), 1–33.
Howell, A. B. (1930): Aquatic mammals: Their adaptations to life in the water. Baltimore: Charles C. Thomas.
Huber, E. (1934): Anatomical notes on Pinnipedia and Cetacea. In: Marine mammals by E. L. Packard, R. Kellogg and E. Huber. Washington, Carnegie Inst., Contrib. Paleontology **447**, 105–136.
Kellogg, R. (1928): The history of whales – their adaptation to life in the water. Q. Rev. Biol. **3**, 29–76; 174–208.
Klima, M. (1984): Morphogenese des Nasenschädels bei den Zahnwalen (Odontoceti). Acta anatomica 7. Europ. Anat. Kongr., **120**, 38–39.
— (1986): Morphogenesis of the nasal skull structures in toothed whales (Odontoceti). Acta anatomica (im Druck).
Klima, M.; Seel, M.; Deimer, P. (1986): Die Entwicklung des hochspezialisierten Nasenschädels von Pottwal *(Physeter macrocephalus).* Morph. Jb. (im Druck).
Klima, M.; van Bree, P. J. H. (1984): Vom ursprünglichen Bauplan des Nasenschädels der Landsäuger zur umgewandelten Nase der Zahnwale. 58. Hauptvers. Dt. Ges. Säugetierkunde (Kurzfassungen) pp. 27–29.
Klima, M.; van Bree, P. J. H. (1985): Überzählige Skeletelemente im Nasenschädel von *Phocoena phocoena* und die Entwicklung der Nasenregion bei den Zahnwalen. Morph. Jb. **131**, 131–178.
Kükenthal, W. (1893): Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren. Denkschr. Med.-Naturw. Ges. Jena **3**, 1–448.
Kuzmin, A. A. (1976): Embryogenesis of the osseous skull of the sperm whale *(Physeter macrocephalus* L., 1758). Investig. Cetacea **7**, 187–202.
Matthews, L. H. (1938): The sperm whale, *Physeter catodon.* Discovery Reports **7**, 93–168.
Mead, J. G. (1975): Anatomy of the external nasal passages and facial complex in the Delphinidae (Mammalia: Cetacea). Shmitsonian Contrib. Zool. **207**, 1–72.
Norris, K. S.; Harvey, G. W. (1972): A theory for the function of the spermacetiorgan of the sperm whale. In: Animal orientation and navigation. Ed. bay S. R. Galler, K. Schmidt-König, G. J. Jacobs and R. E. Belleville, NASA Special Publication.
Pilleri, G.; Gihr, M.; Kraus, C. (1983): Near field, interference, far field and rostrum structure in the echolocation system of cetaceans. Investig. Cetacea **15**, 11–101.
Pouchet, G.; Beauregard, H. (1885): Note sur l'organe des spermaceti. C. r. Séanc. Soc. Biol. **2**, 342–344.
— (1889): Recherches sur le cachalot: anatomie I–V. Nouvelles archives du Mus. hist. nat. Paris **3**, 1–96.
Purves, P. E.; Pilleri, G. E. (1983): Echolocation in whales and dolphins. London: Academic Press.
Raven, H. C.; Gregory, W. K. (1933): The spermaceti organ and nasal passages of the sperm whale *(Physeter catodon)* and other Odontocetes. Amer. Mus. Nov. **677**, 1–18.

Schenkkan, E. J. (1973): On the comparative anatomy and functions of the nasal tract in Odontocetes (Mammalia, Cetacea). Bijdragen tot de Dierkunde **43**, 127–159.
Schenkkan, E. J.; Purves, P. E. (1973): The comparative anatomy of the nasal tract and the spermaceti organ in the Physeteridae (Mammalia, Odontoceti). Bijdragen tot de Dierkunde **43**, 93–112.
Schreiber, K. (1916): Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels. Das Primordialcranium eines Embryo von *Globicephala melas* (13,3 cm). Zool. Jb. Anat. **39**, 201–236.
Slijper, E. J. (1936): Die Cetaceen, vergleichend-anatomisch und systematisch. Capita Zoologica **7**, 1–590.
— (1962): Whales. London: Hutchinson and Co.
Walker, R. A. (1964): Mammals of the world. Baltimore: John Hopkins Press.
Watson, L. (1981): Whales of the world. London: Hutchinson.

Anschriften der Verfasser: Günther Behrmann, Institut für Meeresforschung, Abteilung Nordseemuseum, Am Handelshafen 12, D-2850 Bremerhaven 1, und Prof. Dr. Milan Klima, Zentrum der Morphologie der Johann-Wolfgang-Goethe-Universität, Theodor-Stern-Kai 7, D-6000 Frankfurt am Main

Zur Baubenutzung und ihrer Funktion beim Fuchs (*Vulpes vulpes* L.)

Von D. Weber

Aus dem Lehrstuhl für Biogeographie, Universität des Saarlandes, Saarbrücken

Eingang des Ms. 12. 4. 1985

Abstract

Den use by foxes (Vulpes vulpes L.) and its function

Studied den use by foxes in south-west Germany, in order to understand the function of this behaviour. In two different habitats near Saarbrücken, the use of 107 dens by foxes was checked regularly within a year. Further data were obtained by radio-tracking and other methods. Regular use of dens as resting sites occurred only in females during the breeding season and in cubs. During winter, specially under bad weather conditions, foxes ocasionally slept inside earths. In late autumn and winter, the foxes showed much interest in dens, sometimes leaving urine marks at the entrances, and often sleeping near them, but normally outside. Throughout the year, foxes seemed to avoid staying inside dens whenever possible.

A model is proposed, which explains the observed patterns of choosing dens as resting places and allows predictions about this behaviour under different conditions. According to this model, foxes optimize by their decision wether to sleep inside or outside dens 1. the benefits of shelter offered by dens, 2. the costs of travel between hunting and resting places and 3. the risk of beeing shot or gassed at dens.

Einleitung

„Bei Platzregen, Sturm, kalter Witterung und während der Paarungszeit, auch im Sommer während der größten Hitze, oder solange die Füchsin kleine Junge hat, findet man unseren Buschklepper regelmäßig in seinem Baue; bei günstiger Witterung aber durchwandert er sein Gebiet und ruht da aus, wo sich gerade ein passendes Plätzchen findet."

Seit Alfred Brehm diese Zeilen im Jahre 1879 in seinem „Tierleben" veröffentlichte, ist kaum Neues über die Baubenutzung von Füchsen bekannt geworden. Burrows (1968)

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5006-0356 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 356–368

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

betont, daß der Fuchs „von Natur aus kein Baubewohner“ sei, eine Feststellung, die bereits bei GESNER (1606) zu finden ist, der seinerseits ARISTOTELES zitiert. Darüber hinaus finden sich nur einige Gelegenheitsbeobachtungen, hauptsächlich in der Jagdliteratur, und eine Arbeit von KLENK (1969), der die Nutzungsmuster von 12 Fuchsbauen beobachtete.

Da das gebietsspezifische Angebot an Bauen in manchen Landschaftstypen von den Füchsen nur unwesentlich beeinflußt werden kann und Baue somit eine begrenzte Ressource darstellen können (WEBER 1983), stellt sich die Frage, ob und wozu Füchse Baue überhaupt brauchen.

In der vorliegenden Arbeit wird versucht, aufgrund der Baunutzungsmuster von Füchsen Modelle zum adaptiven Wert dieses Verhaltens zu entwickeln, die Voraussagen über Baunutzung unter unterschiedlichen landschaftlichen, klimatischen und jagdlichen Verhältnissen erlauben. Unter der Voraussetzung, daß Füchse die Entscheidung, ob in einem Bau oder einem überirdischen Versteck geruht werden soll, optimal treffen, läßt sich der Wert der vorgeschlagenen Funktionshypothesen aufgrund solcher Voraussagen überprüfen.

Die Untersuchungen wurden 1980 und 1981 im Rahmen eines langjährigen Forschungsprojektes über die Populationsbiologie des Fuchses im Saarland (Bundesrepublik Deutschland) durchgeführt. Unter der Leitung von E. ZIMEN werden in diesem Projekt von verschiedenen Mitarbeitern insbesondere Fragen zur Bioindikation, Populationsbiologie, Tollwut-Epidemiologie, Habitatnutzung, Ernährungsstrategie und Soziobiologie des Fuchses (*Vulpes vulpes* L.) untersucht.

Material und Methoden

Detaillierte Angaben über Probeflächen, Bauangebot und Fuchspopulationen wurden an anderer Stelle publiziert (ZIMEN 1982a, 1982b; GÜRTLER und ZIMEN 1982; WEBER 1983); sie werden hier nur knapp und unvollständig zusammengefaßt.

Auf zwei Probeflächen im Saarland wurden sämtliche als Baue in Frage kommenden Objekte kartiert (WEBER 1983) und im Abstand von 12 bis 16 Tagen auf ihre Benutzung geprüft. Der Stadtwald Saarbrücken, ein reines Waldgebiet von 462 ha auf Buntsandstein, ist fast vollständig von Siedlungen umschlossen und dient als städtisches Erholungsgebiet. Baue sind hier wegen günstiger geologischer Verhältnisse und anthropogener Strukturen reichlich vorhanden und gleichmäßig verteilt. Der Jagddruck auf Füchse ist bescheiden, die Populationsdichte hoch. Die Probefläche Bliesgau Forst (1000 ha) ist zu 35 % bewaldet und ansonsten landwirtschaftlich genutzt. Ungünstige geologische Verhältnisse beschränken hier das Bauangebot und konzentrieren es auf einige wenige Stellen. Die Füchse sind im Bliesgau ganzjährig einem hohen Jagddruck ausgesetzt.

Im Stadtwald wurden insgesamt 52, im Bliesgau 55 Baue kontrolliert. Die Zahl der jeweils kontrollierten Baue war nicht immer gleich, da die Kontrollen schon vor dem vollständigen Abschluß der Kartierungen begonnen wurden und im Stadtwald neue Baue von den Füchsen auch im Verlaufe der Untersuchungen angelegt wurden.

An jede Röhre eines Baues wurde ein Stöckchen gestellt und bei den Kontrollen vermerkt, welche Stöckchen umgefallen waren (NEAL 1971; BURROWS 1968; KLENK 1969). Nicht benutzte Baue werden nach dieser Methode gut erkannt. So war bei 97 Bauen, in die Fuchsspuren im Schnee führten, nur zweimal das Stöckchen nicht umgeworfen worden. Neben Füchsen benutzten auch Dachse, Kaninchen, Marder und gelegentlich auch andere Tiere die Baue. Daher wurden befahrene Baue immer nach Spuren (Trittsiegel, Haare, Losungen, Fraßreste) und auf ihren Geruch hin überprüft. Gelegentlich gelangen auch Direktbeobachtungen. Baue, die ohne sicheren Artnachweis befahren waren, wurden derjenigen Art zugerechnet, die als letzte den Bau nachweislich benutzt hatte.

Zur Prüfung dieser Interpretation wurde die Zahl der von Füchsen befahrenen Baue nach der folgenden Formel berechnet: $F = NS_f + N? (NS_f/NS_a)$ Dabei sind: F die Zahl der von Füchsen benutzten Baue; N? die Zahl benutzter Baue ohne Artnachweis; NS_f die Zahl benutzter Baue mit Fuchsnachweis; NS_a die Zahl benutzter Baue mit Nachweisen anderer Arten.

Die nach dieser Formel berechneten Summen von Füchsen benutzter Baue korrelieren eng mit denjenigen, die aufgrund der erstgenannten Methode ermittelt wurden (Rangkorrelationskoeffizient nach Spearman : $\hat{r}_s = 0{,}986 > 0{,}674 = r_{s;\,0{,}001}$). Fehler nach diesen Methoden ergeben sich allerdings aus der Tatsache, daß nicht alle baubenutzenden Arten gleich deutliche Spuren hinterlassen und der Geruch des Fuchses für die menschliche Nase deutlicher wahrzunehmen ist als derjenige von Dachs und Kaninchen. Im Stadtwald ist dieser Fehler unbedeutend, da dort fast nur Füchse die Baue

benutzten; im Bliesgau hingegen dürfte der tatsächliche Fuchsanteil im Sommer etwas niedriger liegen als berechnet.

36 freilebende Füchse, die mit Halsbandsendern im 150 Mhz-Bereich markiert waren, wurden systematisch radiotelemetrisch überwacht. Außer dem Aufenthaltsort der Tiere konnte festgestellt werden, ob sie sich bewegten oder in Ruhe befanden. Bei Dauerbeobachtungen wurde während 12 oder mehr Stunden alle 10 Minuten eine genaue Ortung des Tieres vorgenommen und seine Aktivität festgestellt.

Um die Bedeutung des Baues als Zufluchtsort nach Störung zu ermitteln, wurden mit den markierten Füchsen Experimente durchgeführt. Dabei wurde zunächst der Aufenthaltsort des ruhenden Tieres festgestellt. Danach näherte ich mich, normal marschierend, von derjenigen Seite dem Fuchs, die dem nächstgelegenen Bau entgegengesetzt war. Nachdem der Fuchs geflüchtet und neuerdings in Ruhe war, wurde wiederum der Aufenthaltsort festgestellt. Außerdem wurden weitere Umstände festgehalten wie Fluchtdistanz, Dauer und Länge der Flucht, Wetter und Zeit.

Während bei den Stör-Experimenten alle markierten Füchse eingesetzt wurden, konnten nur bei 7 Altfüchsen weitere Daten über die Baubenutzung gewonnen werden. Es handelt sich dabei um zwei Fähen und einen Rüden aus dem Stadtwald sowie zwei Fähen und zwei Rüden aus dem Bliesgau.

Während der Aufzuchtszeit wurde so oft als möglich an Mutterbauen angesessen. Meist fanden diese Ansitze abends statt, von ca. 1 h vor Sonnenuntergang bis 23 Uhr (OEZ). Diese Beobachtungen ergaben Informationen über Geheckgrößen, Alter der Welpen, Datum des ersten Erscheinens vor dem Bau, Datum des Verlassens des Mutterbaues, Aktivitäten am Bau.

Weiteren Aufschluß über die Baubenutzung ergaben das Ausfährten im Schnee, zahlreiche Fangaktionen mit Bauhunden und Reusenfallen sowie einige Zufallsbeobachtungen während der Baukontrollen.

Unter dem Begriff „Baunutzungsmuster“ werden im folgenden räumliche und zeitliche Gesetzmäßigkeiten oder Verallgemeinerungen bei der beobachteten Benutzung von Bauen verstanden. Der Begriff „Ruhezeit“ steht für diejenige Zeitspanne, in der sich ein beobachteter Fuchs nicht bewegte; der Begriff „Ruhephase“ beschreibt die Tatsache, daß sich ein Fuchs während mindestens 10 Minuten nicht bewegte, ohne daß die gesamte Dauer dieses Zustandes bekannt wäre.

Ergebnisse

Baukontrollen

Summen benutzter Baue im Jahresverlauf

Im Stadtwald liegt der Anteil benutzter Baue höher als im Bliesgau (Abb. 1). Dies kann an einer höheren Fuchsdichte im Stadtwald (bezogen auf die Zahl vorhandener Baue) oder an einer erhöhten Bereitschaft der Füchse liegen, einen Bau als Ruheplatz zu wählen. In beiden Gebieten lassen sich aber im Jahresverlauf die gleichen fünf Phasen unterschiedlicher Baubenutzung erkennen:

„Frühwinter“ (Oktober bis Januar): Die Zahl benutzter Baue nimmt zu und erreicht im Dezember ein Maximum.

„Ranz“ (Januar): In dieser Zeit werden deutlich weniger Baue benutzt als im übrigen Winter.

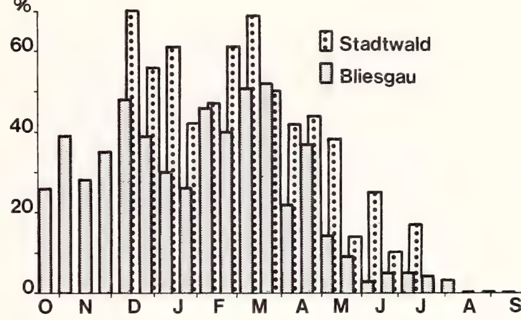
„Wurfzeit“ (Februar und März): Eine Phase mit sehr vielen benutzten Bauen.

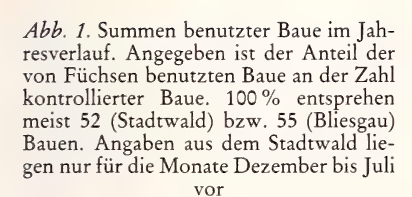
„Frühe Aufzuchtszeit“ (April/Mai): Die Summen liegen jetzt tiefer als im Winter und nehmen allmählich ab.

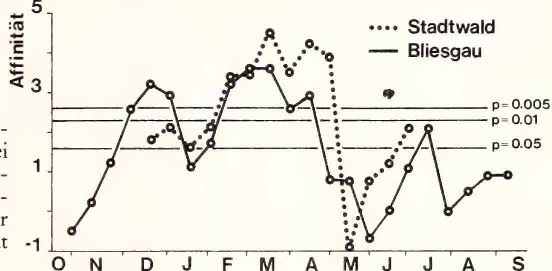
„Sommer“ (ab Juni): Kaum noch benutzte Baue.

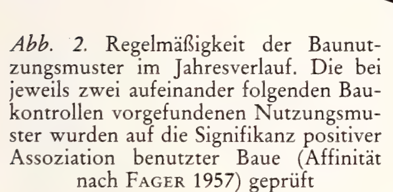
Regelmäßigkeit der Baunutzungsmuster

Wie die Anzahl benutzter Baue verändert sich auch die Regelmäßigkeit der Nutzungsmuster im Jahresverlauf (Abb. 2). Besonders konstante Baunutzungsmuster wurden vor Beginn der Ranzzeit und in der Wurf- und frühen Aufzuchtszeit festgestellt. Die Unregelmäßigkeiten im Winter ergeben sich hauptsächlich durch extensive Nutzung sehr vieler Baue, während die Veränderungen im Mai darin bestehen, daß außer den Mutterbauen fast alle Baue aufgegeben werden.




Abb. 1. Summen benutzter Baue im Jahresverlauf. Angegeben ist der Anteil der von Füchsen benutzten Baue an der Zahl kontrollierter Baue. 100 % entsprehen meist 52 (Stadtwald) bzw. 55 (Bliesgau) Bauen. Angaben aus dem Stadtwald liegen nur für die Monate Dezember bis Juli vor




Abb. 2. Regelmäßigkeit der Baunutzungsmuster im Jahresverlauf. Die bei jeweils zwei aufeinander folgenden Baukontrollen vorgefundenen Nutzungsmuster wurden auf die Signifikanz positiver Assoziation benutzter Baue (Affinität nach FAGER 1957) geprüft

Markieren und Inspizieren von Bauen

Oft markierten die Füchse Röhreneingänge oder das Baugebiet mit Urin, seltener auch mit Losungen. Dadurch entsteht der charakteristische Fuchsgeruch eines benutzten Baues. Nicht jeder markierte Bau wurde aber tatsächlich betreten und viele benutzte Baue wurden nicht markiert. Die Häufigkeit des Markierens veränderte sich im Jahresverlauf nur unwesentlich, dagegen zeigen sich beträchtliche Unterschiede zwischen den beiden Probeflächen: Im Stadtwald wurden 50 % der befahrenen Baue markiert, im Bliesgau nur 29 %. Am extremsten war dieser Unterschied mit 82 % gegenüber 20 % im Dezember.

Häufig wurden Baue von Füchsen aufgesucht, ohne betreten zu werden. Das Verhalten, sich bis auf weniger als einen Meter einer Röhre zu nähern, diese aber nicht zu betreten, nenne ich im folgenden „Inspizieren". Vielfach wurden inspizierte Baue auch markiert. Da Inspizieren nur bei Schnee mit Sicherheit nachgewiesen werden kann, kann seine Häufigkeit nur im Winter genau ermittelt werden. Besonders viele Baue wurden anfangs Winter inspiziert (Abb. 3). In dieser Zeit folgte ich gelegentlich Fuchsfährten, die an bis zu 10 Baue führten, ohne daß ein einziger betreten wurde.

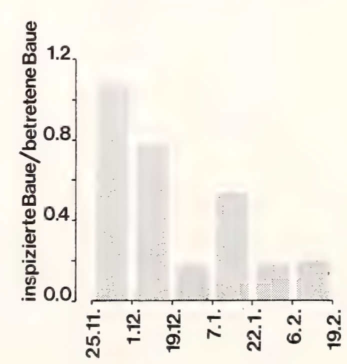


Abb. 3. Häufigkeit des Inspizierens von Bauen im Vergleich zum Betreten von Bauen. Die Berechnungen basieren auf Beobachtungen von 148 Fährten im Schnee

Weitere Aktivitäten an Bauen

Im Bliesgau gruben die Füchse nur wenig an den Bauen, was hier aufgrund der geologischen Verhältnisse auch nur beschränkt möglich ist (Weber 1983). Im Stadtwald hatte die Grabtätigkeit kurz vor der Wurfzeit ihren Höhepunkt (Abb. 4). Zu dieser Zeit wurden auch 5 neu angelegte Baue gefunden.

Während der Ranz deutete manches auf besondere Fuchs-Aktivitäten an gewissen Bauen. Während normalerweise ein oder zwei Pässe an einen befahrenen Bau führten, waren jetzt um die „Ranzbaue" Fährten aus allen Richtungen in großer Zahl anzutreffen. Der Schnee war bisweilen im Umkreis von über 10 m flächig zertreten. Überall fanden sich Urinmarken; solche Baue waren schon aus größerer Distanz zu riechen. Diese Aktivitäten scheinen wenig mit dem Betreten des Baues zu tun zu haben; ein Ranzbau stand während des ganzen Januars randvoll Wasser und ein weiterer war in dieser Zeit ebenfalls nicht betreten worden. Leider konnte trotz einiger Ansitz-Beobachtungen nicht geklärt werden, wie viele verschiedene Füchse sich an einem Ranzbau aufhielten und was sie da trieben. Nur ein kleiner Teil der von Füchsen aufgesuchten Baue wies jedoch zur Ranzzeit die geschilderten Merkmale auf. Die Ranzbaue verteilten sich ziemlich gleichmäßig im Gebiet.

Oft ruhten Füchse nur wenige Meter von einem Bau entfernt über der Erde, wo sie im Winter charakteristische Liegeplätze im Schnee hinterließen. An solchen Plätzen scharren die Füchse im Gegensatz zu Rehen den Schnee oder das Laub nicht weg. Frische Liegeplätze riechen deutlich nach Fuchs. Der Schnee ist meist verschmutzt und normalerweise finden sich auch Fuchshaare an diesen Stellen.

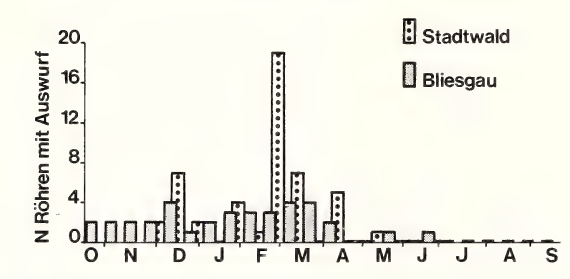


Abb. 4. Spuren der Grabtätigkeit von Füchsen an den kontrollierten Bauen. Die Baue im Stadtwald wurden nur von Dezember bis Juli beobachtet

Ergebnisse der Radiotelemetrie

Baue als Ruheplätze im Jahresverlauf

Von 5 Altfüchsen, die über längere Zeit intensiv beobachtet wurden, konnte insgesamt 389mal der genaue Ort festgestellt werden, an dem sie ruhten (Abb. 5). In manchen Fällen konnte nicht entschieden werden, ob sich ein Fuchs in unmittelbarer Nähe des Baues oder unter der Erde aufhielt, da die beobachteten Tiere nicht gestört werden sollten. Die im Frühwinter und zur Ranzzeit häufig an Bauen beobachteten Liegeplätze lassen aber vermuten, daß viele der fraglichen Ruhephasen oberirdisch verbracht wurden. Nur zwischen Ranz und Entwöhnung der Welpen ruhten die Fähen mehrheitlich im Bau, während der Rüde bereits im März hauptsächlich oberirdische Verstecke aufsuchte. Von Juni bis September wurde kein Altfuchs mehr in einem Bau angetroffen.

Zur Berechnung des Anteils von in Bauen verbrachter Ruhezeit wurden nur Beobachtungen verwendet, bei denen ein Fuchs während mindestens 10 Stunden dauernd überwacht wurde. Von den Fähen liegen 358 h Beobachtungszeit in Ruhe vor. Ein Vergleich der Ruhezeiten mit den Ruhephasen zeigt Unterschiede im Januar und im Februar. Obwohl die Füchse im Winter viele Ruhephasen in Bauen oder ihrer Nähe verbrachten, wurde die meiste Ruhezeit anderswo zugebracht; es sind somit hauptsächlich die kurzen Ruhephasen, für die ein Bau aufgesucht wurde.

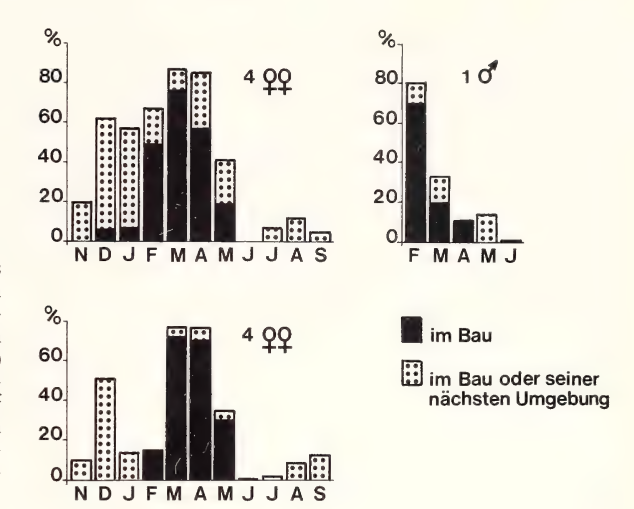


Abb. 5. Die Wahl von Bauen als Ruheplätze bei 5 telemetrisch überwachten Füchsen. Angegeben ist der Anteil von in Bauen verbrachten Ruhephasen (oben) und der Anteil von in Bauen verbrachter Ruhezeit (unten). Auf Angaben über die Ruhezeit beim Rüden wird verzichtet, da zu wenige Dauerbeobachtungen durchgeführt wurden

Baue als Ruheplätze bei verschiedenem Wetter

Während der Aufzuchtszeit ruhten die Fähen unabhängig vom Wetter hauptsächlich im Bau. Die Daten aus dem Winter lassen jedoch einen Zusammenhang zwischen der herrschenden Witterung und der Wahl des Ruheplatzes erkennen (Abb. 6). Baue wurden hauptsächlich bei naßkaltem Wetter benutzt. Auch bei Schnee- und Graupelfall wurden aber mehrheitlich überirdische Verstecke gewählt. Eine Jägerregel, die besagt, daß ein Fuchs mit nassem Balg nicht in einen Bau gehe, wurde geprüft und verworfen: bei mindestens 7 der 14 bei schlechtem Wetter im Bau verbrachten Ruhephasen muß der betreffende Fuchs vorher naß gewesen sein.

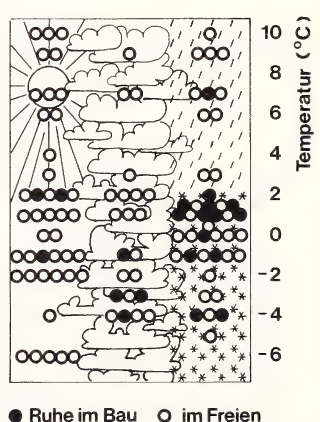


Abb. 6. Die Wahl des Ruheplatzes bei unterschiedlichem Wetter in den Monaten November bis Februar. Die Angaben stammen aus telemetrischer Beobachtung von 4 Fähen und 3 Rüden. Jeder Kreis steht für eine Ruhepause eines Fuchses

Nutzung verschiedener Baue

Alle markierten Altfüchse hatten einen bevorzugten Bau (Tab. 1). Bei den Fähen handelte es sich dabei um den Mutterbau. Fähe „100“ ruhte anfangs oft in einem andern Bau, der ca. 100 m von demjenigen entfernt war, an dem später die Welpen beobachtet wurden. Es wäre denkbar, daß sie in diesem Bau gewölft hat und erst später mit den Welpen umgezogen ist. Der Rüde „Gep“ war weniger an einen bestimmten Bau gebunden als die Fähen.

Tabelle 1

Nutzung verschiedener Baue durch 4 Füchse von Februar bis Mai

Fuchs	Bau Nr.	N Ruhephasen
„Mala" ♀	1	25
	2	3
	3	1
„100" ♀	1	10
	2	23
„Coma" ♀	1	24
„Gep" ♂	1	10
	2	3
	3	2
	4	1
	5	1

Baue als Zufluchtsort nach Störungen

Bei Altfüchsen wurden 55, bei Jungfüchsen 43 Fluchten absichtlich ausgelöst, nachdem ihr Ruheplatz festgestellt worden war. Nur zweimal floh ein Altfuchs in einen Bau: Beide Male handelte es sich um den Rüden „Gep". Bei den Jungfüchsen endeten vier Fluchten im Bau; auch die beiden betreffenden Tiere flohen aber mehrheitlich in überirdische Verstecke.

Im Winter weckte ich einmal einen direkt am Bau schlafenden Fuchs auf, der darauf vom Bau weg floh, obwohl er dazu in einer Distanz von 2–3 m an mir vorbeilaufen mußte. Die nächste Röhre hatte sich in einer Entfernung von ca. 1 m befunden. Ich folgte der Fährte dieses Fuchses und traf ihn vor dem Eingang eines anderen Baues liegend, der 70 m entfernt lag. Neuerdings aufgeschreckt, floh er wiederum nicht in den Bau, sondern in eine nahegelegene Dickung. Bei zwei weiteren Gelegenheiten waren die Füchse, wiederum direkt am Bau ruhend, kurz vor meiner Ankunft aufgewacht, ihre Flucht jedoch noch zu hören. Auch diese Füchse entfernten sich vom Bau, wie sich aufgrund der Spuren im Schnee zeigte, und versteckten sich anderswo.

Beziehungen zum Bau während der Aktivitätsphasen

Abb. 7 zeigt, in welchen Distanzen zu den jeweils letztmals benutzten Bauen zwei Fähen aktiv waren. Es wurden nur Aktivitätsphasen von mehr als 10 min Dauer erfaßt. Die intensive Betreuung der Welpen führte offenbar dazu, daß vom Mutterbau weit entfernte Gebiete während der Aufzuchtszeit kaum noch aufgesucht wurden. Kurze Besuche von Bauen, in denen nicht geruht wird, sind mit der verwendeten Methode nicht erfaßt worden; aufgrund der Resultate der Baukontrollen scheinen sie aber im Winter oft vorzukommen.

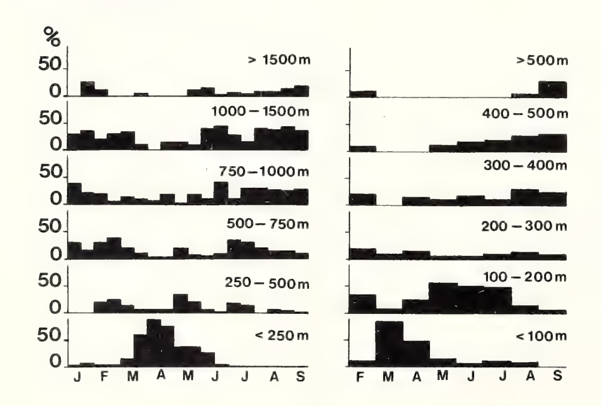


Abb. 7. Distanzen zum Bau während aktiver Phasen bei zwei Fähen aus dem Bliesgau (links) und dem Stadtwald (rechts). Lokalisationen wurden im Abstand von 10 min vorgenommen. Angegeben sind die Anteile von Lokalisationen in den verschiedenen Distanzklassen während jeweils eines halben bzw. ganzen Monates. Die Berechnungen erfolgten auf der Grundlage von 846 bzw. 93 h Beobachtungszeit während aktiver Phasen

Direktbeobachtungen

Nachdem die Welpen im Alter von 4–6 Wochen anfangen, vor dem Bau zu spielen, entstehen die für Mutterbaue typischen Spielplätze. An 16 solchermaßen erkannten Mutterbauen wurden insgesamt 55 Ansitzbeobachtungen durchgeführt. Es gelang auf diese

Tabelle 2

Auszug der Fähen und der Welpen aus dem Mutterbau bei 7 Gehecken

Angaben in Wochen

Alter der Welpen bei Auszug der Fähe	Dauer bis zum Auszug der Welpen
<5	1
5–6	1
5–6	3
6–7	2
6–7	0
6–8	>4
6–8	>6

Weise bei 7 Gehecken, den Zeitpunkt, an dem die Welpen und die Fähen den Bau letztmals betraten, auf wenige Tage genau zu bestimmen (Tab. 2). Das Alter der beobachteten Welpen wurde aufgrund ihrer Größe geschätzt.

Die Werte zeigen, daß der Mutterbau von den Jungfüchsen unterschiedlich lange als Ruheplatz benutzt wurde. Bevor diese den Bau verließen, hatten die Altfüchse längst oberirdische Verstecke bezogen und ihre Jungen vor dem Bau betreut.

Diskussion

Die Baubenutzung im Jahresverlauf

In diesem Abschnitt wird versucht, aufgrund der verschiedenen Ergebnisse ein Bild der Baunutzung durch Füchse im Jahresverlauf zu entwerfen und dieses mit den spärlichen Literaturangaben zu vergleichen. Wegen des Mangels an Telemetriedaten männlicher Altfüchse muß dieses Bild leider unvollständig bleiben.

Vom Herbst zum Winter nimmt die Zahl benutzter Baue zu und erreicht im Dezember ein Maximum. In diesem Zeitraum werden fast alle vorhandenen Baue betreten oder inspiziert. Gelegentlich wird auch etwas gegraben. Die Regelmäßigkeit der Baunutzungsmuster nimmt zu, doch ruhen die Füchse meist nicht in Bauen, häufig hingegen in ihrer Nähe. Nur bei naßkaltem Wetter dienen Baue gelegentlich als Ruheplätze. Löns (1916) schildert in einer Novelle anschaulich, wie vor der Ranz die Füchse unruhig von Bau zu Bau ziehen, was mit meinen Beobachtungen gut übereinstimmt.

Während der Ranz werden nur noch wenige Baue regelmäßig aufgesucht. Klenk (1969) beobachtete ähnliches. Auch jetzt verbringen die Füchse ihre Ruhezeit hauptsächlich über der Erde, doch sind sie nachts an den „Ranzbauen" sehr aktiv. In der Jagdliteratur finden sich Berichte von Bauen, in denen sich zur Paarungszeit mehrere Rüden mit einer Fähe aufhielten (Müller-Using 1972).

Nach der Ranz nimmt die Zahl benutzter Baue wieder zu und erreicht im März Höchstwerte. In dieser Zeit wird am meisten gegraben und gelegentlich werden auch neue Baue angelegt, sofern die Verhältnisse dies ermöglichen (Weber 1983). Viele Baue sind nun regelmäßig befahren, spätestens jetzt auch die Mutterbaue. Die Fähen ruhen zunehmend im Bau, die Rüden immer weniger. Nach der Geburt der Welpen halten sich die Fähen fast ausschließlich im oder am Mutterbau auf. Möglicherweise werden sie in dieser Zeit vom Rüden mit Nahrung versorgt (Tembrock 1958). Diejenigen Baue, die im Vorfrühling nur unregelmäßig benutzt werden, dienen gelegentlich den Rüden als Ruheplatz. Auch die Fähen kommen bisweilen vorbei, womöglich um geeignete Ausweichquartiere zu inspizieren.

Im Verlaufe des Frühlings werden immer weniger Baue befahren, bis schließlich fast nur noch die Mutterbaue übrig bleiben. Ein Umzug der Welpen von einem kleinen Wurf- in einen größeren Mutterbau, der nach Burrows (1968) in England die Regel sein soll, stellt in meinem Untersuchungsgebiet sicher eine Ausnahme dar. Nachdem die Welpen ein Alter von 5 bis 8 Wochen erreicht haben, betreten die Altfüchse bis zum nächsten Herbst kaum noch Baue. Die Welpen werden jetzt vor dem Bau betreut, aus dem sie zur Futterübergabe

von den Altfüchsen gelockt werden können (LLOYD 1980; LABHARDT pers. Mitt.). Im Alter von 6 bis 16 Wochen verlassen auch die Welpen den Bau, ausnahmsweise noch später. LLOYD (1980) gibt ein Alter von 6 bis 8 Wochen an, was sicher nicht allgemein gelten kann. LABHARDT (pers. Mitt.) fand bei Basel noch im Oktober einen Mutterbau regelmäßig von den Jungfüchsen benutzt.

In unserem Gebiet gibt es im Sommer fast keine befahrenen Baue mehr und kein Altfuchs wurde in dieser Zeit in einem Bau ruhend festgestellt. KLENK (1969) fand hingegen bei Zürich im August viele befahrene Fuchsbaue.

Zur Funktion der Baubenutzung

Bedeutung des Baues für Welpen

Bei fast allen Caniden und den meisten anderen Arten der Ordnung Carnivora verbringen die Jungtiere ihre ersten Lebenswochen oder -monate in einem Bau. Die im Vergleich zu anderen Säugetieren relativ unentwickelt geborenen Jungtiere scheinen dieses Schutzes aus verschiedenen Gründen zu bedürfen. Ob Raubtiere Nesthockerjunge haben, weil damit die Geschicklichkeit der Mutter bei der Jagd weniger beeinträchtigt wird, oder weil die verlängerte Betreuungsphase mehr Möglichkeiten zur Traditionsvermittlung bietet, sei hier nicht diskutiert.

Fuchswelpen werden im Vorfrühling geboren und entwickeln erst in einem Alter von ungefähr 3 Wochen eine ausreichende Thermoregulation (TEMBROCK 1958). Solange sie von der Mutter gewärmt werden, könnten sie vermutlich auch außerhalb des Baues überleben. Eine Schlechtwetterperiode würde aber den sicheren Erfrierungstod bedeuten, wenn sie mit nassem Fell nur kurz alleine gelassen würden. Die Enge des Baues bietet zudem Gewähr, daß die Welpen trotz wenig entwickelter Sinnesleistungen den wärmenden Knäuel der Geschwister finden (LLOYD 1980). Sind sie etwas älter, verhindert der Bau das Verlorengehen bei Abwesenheit der Fähe.

Über die Gefahr, die den Welpen von Raubtieren droht, und den Schutz, den ein Bau in diesem Zusammenhang bietet, liegen keine Daten vor. Sicher bietet ein Bau guten Schutz vor Greifvögeln und Großraubtieren. In Mitteleuropa kommt dabei allenfalls dem Schutz vor großen Hunden Bedeutung zu. Vor Greifvögeln schützt dichte Vegetation, etwa Brombeergebüsch oder dichtes Gehölz, wohl ebenso sicher wie ein Bau.

Sowohl der Schutz vor Näße und Kälte als auch der Schutz vor dem Verlorengehen und vor Freßfeinden verlieren mit zunehmendem Alter der Füchse an Bedeutung. Zumindest vor Regen schützt ein Bau aber immer besser als ein überirdisches Versteck, und wenn Welpen den Mutterbau verlassen, lange bevor sie sich selbst mit Nahrung versorgen müssen, so muß dies an einem Nachteil der Baubenutzung liegen, der den Vorteil des Regenschutzes übertrifft.

Einen gewichtigen Nachteil bietet Baubenutzung zweifellos im Zusammenhang mit den Bestrebungen zur Reduktion der Fuchsbestände durch Baujagd und Baubegasung. Ob nun Tollwutprophylaxe oder Niederwildhege das Motiv seien, am effizientesten lassen sich Füchse in ihrer Jugend am Bau töten. Mit fortschreitendem Alter der Welpen nimmt dieses Risiko zu, weil die Wahrscheinlichkeit steigt, daß der Mutterbau entdeckt wird. Besonders gefährlich wird es von dem Zeitpunkt an, an dem ein Spielplatz vor dem Bau das Geheck verrät.

Den abnehmenden Schutz-Vorteilen stehen also mit fortschreitendem Alter der Welpen zunehmende Jagdrisiken gegenüber. Zu einem bestimmten Zeitpunkt beginnen die Nachteile zu überwiegen und genau in diesem Moment sollte ein Jungfuchs den Bau verlassen.

Sowohl der Jagddruck (WEBER 1983) als auch das Klima und die Bedrohung durch Freßfeinde sind landschaftsspezifisch unterschiedliche Größen, und entsprechend sollte sich der Zeitpunkt des Verlassens der Mutterbaue großräumig unterscheiden. Ich erwarte

daher bei hohem Jagddruck ein frühes, bei naßkaltem Frühlingsklima ein spätes Aufgeben der Mutterbaue. Andere Anpassungen an hohen Jagddruck wären häufige Bauwechsel, wo das Bauangebot dies zuläßt, oder eine Verschiebung der Wurfzeit in Richtung Sommer. Damit würde die Bedeutung des Mutterbaues hinsichtlich Schutz vor schlechtem Wetter verringert und der Bau könnte deshalb noch früher verlassen werden.

Wenn der Jagddruck unbedeutend ist, müßten Füchse nach den bisherigen Ausführungen zumindest bei Regen immer in Bauen ruhen. Dies trifft jedoch nur solange zu, als sie sich nicht selbst mit Nahrung versorgen müssen. Im nächsten Abschnitt wird gezeigt, welche weiteren Nachteile ein Altfuchs in Kauf nehmen muß, falls er sich entschließt, in einem Bau anstatt einem überirdischen Versteck zu ruhen.

Bedeutung des Baues für Altfüchse

Wenn ein Fuchs im Bau ruht, so ist er in verschiedener Hinsicht besser geschützt als in einem oberirdischen Versteck. Abb. 8 zeigt, von welchen Faktoren das Ausmaß dieses Vorteiles abhängig ist. Kälteschutz braucht ein erwachsener Fuchs bei trockenem Wetter kaum, da sein Pelz hervorragend isoliert (LLOYD 1980). Bei Näße geht die Isolationswirkung weitgehend verloren, so daß naßkaltes Wetter die Energiebilanz belasten kann.

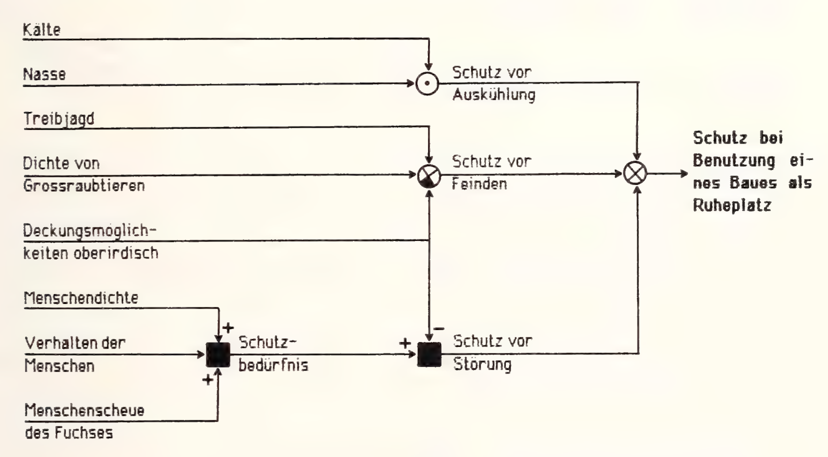


Abb. 8. Hypothetisches Modell über die Steuerung der Fitness-Gewinne, die einem Fuchs bei Benutzung eines Baues als Ruheplatz infolge von Schutzvorteilen entstehen

Die Faktoren, die das Ausmaß der Schutzvorteile steuern, verändern sich im Jahresverlauf: Naßkaltes Wetter ist im Winter am häufigsten. Wegen der unterschiedlichen Vegetationsdeckung stehen im Sommer wesentlich mehr gute oberirdische Verstecke zur Verfügung als im Winter, wobei besonders Getreidefelder hervorragend vor menschlicher Störung schützen. Diese Veränderungen bewirken, daß der Schutzvorteil eines Baues im Sommer sehr gering werden kann. Dies kann in Gebieten mit häufigen Treibjagden allerdings anders sein.

Welche Nachteile muß nun ein Fuchs in Kauf nehmen, wenn er sich entschließt, in einem Bau zu schlafen? Er riskiert erschossen oder vergast zu werden, und er muß möglicherweise einen längeren Weg von und zu seinem Jagdgebiet zurücklegen.

Besonders wenn Baue selten oder örtlich konzentriert, andere Verstecke aber reichlich vorhanden sind, bedeutet Baubenutzung Belastung durch längere Wege (WEBER 1983). Dabei entstehen Nachteile weniger durch den zusätzlichen Energiebedarf für Lokomotion, der um 7% des Grundumsatzes ausmacht (GARLAND, 1983), als durch Belastung des

Zeitbudgets. In Abb. 7 wurde gezeigt, daß durch Welpen an den Bau gebundene Fähen weit entfernte Teile des Streifgebietes nicht mehr aufsuchten.

Wie groß die Kosten durch räumliche Fixierung bei Baubenutzung sind, hängt vom gebietsspezifischen Bauangebot, vom Angebot anderer Ruheplätze und der Größe des Streifgebietes ab (Abb. 9). Wenn ein Fuchs aus sozialen Gründen (Welpenaufzucht, Ranz) sowieso regelmäßig einen bestimmten Ort aufsuchen muß, entfallen natürlich diese Kosten, denn der Ort muß aufgesucht werden, ob es sich nun um einen Bau oder einen sonstigen Treffpunkt handelt. In der frühen Aufzuchtszeit, wenn sich die Fähe fast dauernd bei den Welpen aufhalten muß, können diese Kosten sogar negativ werden, d.h. die Fähe würde verlieren, wenn sie nicht den Mutterbau als Ruheplatz wählte, sondern anderswo schlafen ginge.

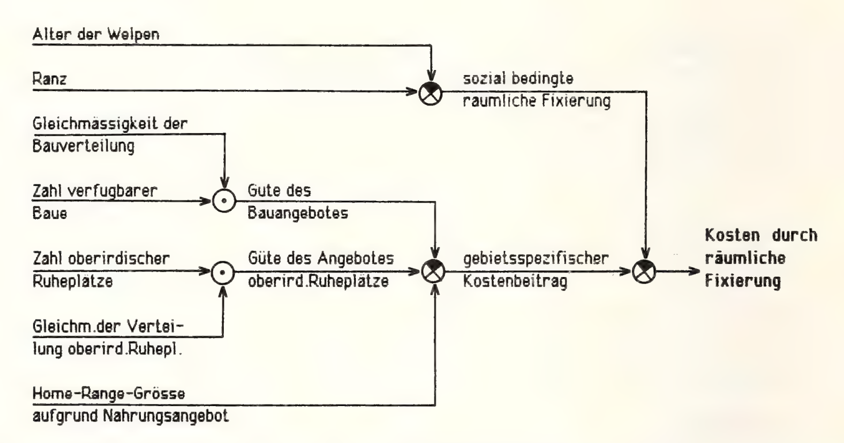


Abb. 9. Hypothetisches Modell über die Steuerung der Fitness-Kosten, die einem Fuchs bei der Wahl eines Baues als Ruheplatz infolge längerer Wege entstehen

Im Jahresverlauf ändern sich deshalb zumindest für Fähen die Kosten durch räumliche Fixierung beträchtlich. Erst nachdem die Jungfüchse seltener aufgesucht werden müssen als ein Ruheplatz, kann Baubenutzung in dieser Hinsicht negativ sein. Wenn im Hochsommer die Vegetation fast überall hervorragenden Schutz gewährt, ist ein Weg zum Bau besonders teuer. Die Verhältnisse zur Ranzzeit sind unklar. Wenn sich, wie Müller-Using (1972) berichtet, in dieser Zeit Ranzgesellschaften mehrerer Füchse regelmäßig versammeln, so kostet Baubenutzung hinsichtlich längerer Wege in dieser Zeit nichts, falls ein Bau als Treffpunkt gewählt wird.

Wenn während der Ranzzeit in unserem Untersuchungsgebiet Baue zwar als Treffpunkte aufgesucht werden, nicht aber als Ruheplätze benutzt werden, so kann dies mit dem Risiko der Baujagd erklärt werden. Auch das Ruhen in direkter Nachbarschaft eines Baues, zumal bei naßkaltem Wetter, erscheint geradezu unsinnig, wenn nicht der Kostenfaktor Jagd berücksichtigt wird. Gleiches gilt für das Ruhen der Fähe in der Nachbarschaft des Mutterbaues, der zur Welpenbetreuung regelmäßig aufgesucht werden muß.

Das Risiko, am Bau getötet zu werden, hängt unter anderem wesentlich davon ab, wie regelmäßig ein bestimmter Bau benutzt wird (Abb. 10). Falls das Bauangebot dies zuläßt, können Füchse durch unregelmäßiges Benutzen vieler verschiedener Baue den Jagddruck mindern. Die Faktoren, die den gebietsspezifischen Jagddruck am Bau steuern, wurden an anderer Stelle ausführlich beschrieben (Weber 1983). Zeitliche Veränderungen des Jagddruckes ergeben sich aus dem Wert des Winterpelzes und dem leichteren Auffinden befahrener Baue bei Schnee und zur Aufzuchtszeit.

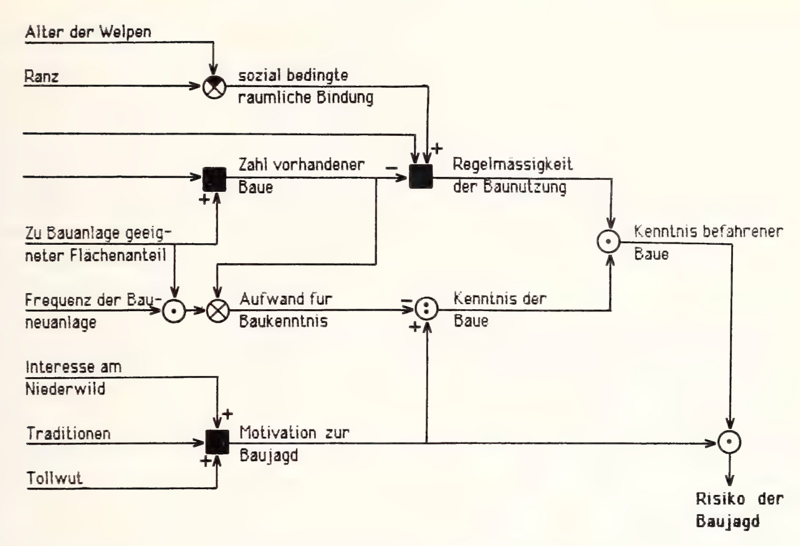


Abb. 10. Hypothetisches Modell über die Steuerung der Fitness-Kosten, die einem Fuchs bei der Wahl eines Baues als Ruheplatz durch das Risiko der Baujagd und -Begasung entstehen

Offene Fragen

Wenn auch die im Saarland beobachteten Baunutzungsmuster durch eine Optimierung von Kosten (räumliche Fixierung, Jagdrisiko) und Nutzen (Schutzvorteile) dieses Verhaltens erklärt werden können, so sagt die Tatsache noch wenig über den Wert der vorgeschlagenen Modelle aus. Um diese zu testen, benötigen wir Daten über die Baunutzung von Füchsen unter Bedingungen, die sich von denen unseres Untersuchungsgebietes bezüglich Klima, Jagddruck sowie Bau- und Versteckangebot unterscheiden. Besonders wertvoll wären Untersuchungen, die Langzeit-Veränderungen der Baubenutzungsmuster parallel zu Veränderungen der genannten Parameter dokumentierten. Bezüglich des Einflusses der Baujagd bzw. Begasung auf die Baunutzung des Fuchs liegen bereits erste Angaben vor (Wandeler et al. 1974).

Sollte sich zeigen, daß Füchse bei der Wahl ihrer Ruheplätze tatsächlich optimal entscheiden, bliebe natürlich zu klären, in welcher Weise die Entscheidungen den jeweiligen Bedingungen angepaßt werden. Welche Rolle bei solchen Vorgängen genetische oder kulturelle Evolution, individuelle Erfahrungen oder gar einsichtiges Verhalten spielen, ist in jedem Falle wesentlich für das Verständnis der sprichwörtlichen Anpassungsfähigkeit des Fuchses.

Danksagungen

Diese Arbeit wäre ohne die Hilfe zahlreicher Personen nicht zustandegekommen. Besonders zu danken ist J. Geppert, der einen Großteil der telemetrischen Dauerbeobachtungen durchführte. S. Funk. W.-D. Gürtler, H. Hofer, M. Herrmann, F. Labhardt, M. Trinzen und B. Waas halfen bei Baukontrollen, Telemetriebeobachtungen und Ansitzen. E. Zimens Ratschläge und Kritik begleiteten die Untersuchungen von der Planung bis zum Verfassen des Manuskriptes; dafür, und auch für die Aufnahme in seine Fuchsgruppe sei ihm hier besonders herzlich gedankt. Das Umwelt-Bundesamt (Berlin) gewährte finanzielle Unterstützung.

Zusammenfassung

Untersucht wurden die Baunutzungsmuster von Füchsen (*Vulpes vulpes* L.) im Saarland. Auf zwei Probeflächen wurde die Benutzung von 107 Bauen während eines Jahres regelmäßig kontrolliert. Weitere Information wurde durch die Beobachtung von 36 freilebenden Füchsen mit Hilfe der

Radiotelemetrie gewonnen, wobei 7 adulte Füchse über Zeiträume von mehreren Monaten beobachtet werden konnten.

Nur Welpen und Fähen während der frühen Aufzuchtszeit verbrachten ihre Ruhezeit mehrheitlich in Bauen. Im Winter ruhten die Füchse bei naßkaltem Wetter gelegentlich in einem Bau, doch schliefen sie auch bei solchen Bedingungen meist an oberirdischen Ruheplätzen. Baue wurden wesentlich häufiger aufgesucht als betreten. Im Sommer wurden die Baue praktisch nie benutzt.

Ein Modell zur Erklärung der beobachteten Baunutzungsmuster wird vorgeschlagen. Danach werden bei der Entscheidung, ob in einem Bau oder einem oberirdischen Versteck geruht werden soll, drei gebiets- und zeitabhängige Größen optimiert.: 1. Der zusätzliche Schutz, den ein Bau bietet, 2. längere Wege, die bei Baubenutzung in Kauf genommen werden müssen, 3. das Risiko der Baujagd.

Literatur

Burrows, R. (1968): Wild Fox. New York: Taplinger publishing co.

Fager, E. W. (1957): Determination and analysis of recurrent groups. Ecology **38**, 586–595.

Garland, T. (1983): Scaling the ecological cost of transport to body mass in terrestrial mammals. American Naturalist **121**, 571–587.

Gesner, C. (1606): Thierbuch. Heidelberg.

Gürtler, W.-D.; Zimen, E. (1982): The use of baits to estimate fox numbers. Comp. Immun. Microbilol. infect. Dis. **5**, 277–283.

Klenk, K. (1969): Ökologische Beobachtungen am Rotfuchs, *Vulpes vulpes* (L.). Revue Suisse de Zoologie **76**, 648–656.

Lloyd, H. G. (1980): The red fox. London: Batsford.

Loens, H. (1916): Aus Forst und Flur. Leipzig: Strobbe.

Müller-Using, D. (1972): Rotfüchse. In: Grzimeks Tierleben. Hrsg. von B. Grzimek. Zürich: Kindler: Bd. **12**, 247–253.

Neal, E. (1971): The Badger. London: Collins.

Tembrock, G. (1958): Zur Ethologie des Rotfuchses, unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung. Zool. Garten **23**, 289–532.

Wandeler, A.; Müller, J.; Wachendörfer, G.; Schale, W.; Foerster, U.; Steck, F. (1974): Rabies in wild carnivores in central Europe III. Ecology and biology of the fox in relation to control operations. Zbl. Vet. Med. **21**, 765–773.

Weber, D. (1983): Lage und Verteilung der Fuchsbaue in verschiedenen Landschaften des Saarlandes. Zool. Anz. **211**, 237–263.

Zimen, E. (1982a): Tollwut, Fuchs und Mensch. Die Pirsch **34**, 352–357; 432–435; 516–519.

— (1982b): The effect of rabies on different fox populations in south-west Germany. Comp. Immun. Microbiol. infect. Dis. **5**, 257–264.

Anschrift des Verfassers: Darius Weber, Kirchgasse 5a, CH-4118 Rodersdorf, Schweiz

Widerristhöhe und Langknochenmaße bei Pferden – ein immer noch aktuelles Problem

Von E. May

Eingang des Ms. 6. 5.1985

Abstract

Withersheight and dimensions of long bones of horses – still an actual problem

Discussed comparativ the meanwhile classical works of Kiesewalter (1888) and Vitt (1952) to calculate the withersheight of horses by elements of a skeleton. This works demonstrates that Vitt's table is to understand as a result of a regression calculation. Isometry can be proved for the relations of the length of the large limb bones and the withersheight by allometrical researches. Therefore it is suggested to determin the withersheight by factors out of the largest of the limbbones as the easiest way instead of O. Vitt's table. Beside statistically studys for the relevancy of these calculations are presented.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5006-0368 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 368–382

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Einleitung

Bei verschiedenen Haustieren und auch beim Menschen ist es seit langem üblich, aus Funden von Einzelknochen auf die Gesamtkörpergröße zu schließen. Primär wurden dazu Faktoren ermittelt, mit denen hauptsächlich die Längen großer Röhrenknochen multipliziert werden müssen, um z. B. die Widerristhöhe (WRH) zu erhalten. Es stellte sich jedoch bald heraus, daß vor allem für einzelne Individuen mit einer erheblichen und kaum vertretbaren Fehlerbreite zu rechnen ist, weshalb die Anwendung dieser Methode teilweise überhaupt in Frage gestellt wurde. Für diese Fehlerbreite sind mehrere Ursachen anzuführen, von denen in erster Linie populationsspezifische Wachstumstypen, daneben aber auch größere meßmethodisch bedingte Abweichungen und Irrtümer zu nennen sind. Für die Bestimmung der WRH bei Pferden werden im allgemeinen die bereits häufiger diskutierten Methoden nach Kiesewalter (1888) und Vitt (1952) angewendet (nur Vitt hat teilweise Knochenmaße wirklich bekannter Lebend-WRH der Tierindividuen einbezogen) und bis heute hinsichtlich ihrer Zuverlässigkeit recht unterschiedlich bewertet. Dazu haben in neuerer Zeit z. B. von den Driesch und Boessneck (1974) – dort umfangreiche weitere Literaturangaben – H. H. Müller (1955) sowie Ambros und Müller (1980) ausführlich Stellung genommen. Dennoch sind wichtige Fragen offengeblieben, und es ist das Ziel, hier einige davon zu klären. So wird der Methode von Vitt zwar der Vorzug zuerkannt, mit den am wenigsten problematischen Maßen zu arbeiten, jedoch hat dieser Autor nicht wie Kiesewalter Faktoren, sondern eine Tabelle zur Ermittlung der WRH aus Langknochenmaßen vorgelegt, deren „Klasseneinteilungen" mit WRH-Spannen von jeweils 8 cm bisher allgemein Schwierigkeiten der Interpretation bereitet hatte. In der vorliegenden Arbeit gelingt diese Interpretation einwandfrei. Darüber hinaus wird der Versuch unternommen, die Beziehung zwischen den genannten Methoden mathematisch zu formulieren und die Schätzfehler mit Hilfe einschlägiger statistischer Verfahren konkret zu erfassen. Auch werden wachstumsbiologische Betrachtungen in die Überlegungen einbezogen („Allometrie"berechnungen), da es sich hier um ein Schätzproblem handelt, bei dem körpergrößenabhängige Proportionsverschiebungen nicht von vornherein ausgeschlossen werden können.

Material und Methoden

Die originalen Meßwerte Kiesewalters (1888) sowie die Tabellenwerte von O. Vitt (1952) wurden mit Hilfe linearer und logarithmischer Regressionsrechnungen analysiert und dabei sowohl auf Ähnlichkeiten bzw. Unterschiede als auch auf allometrisches Verhalten hin überprüft. Die Relevanz daraus errechneter Standardabweichungen bzw. Standardfehler wurde auf der Grundlage der bei Sachs (1974, 1976) angegebenen Methoden ermittelt, um auf diesem Wege den wahrscheinlichen Schätzfehler der Widerristhöhe aus Knochenlängen angeben zu können.

Die Methode von Vitt wurde schließlich durch den Autor modifiziert und er hat Faktoren errechnet, mit denen die „größten Längen" von Langknochen multipliziert werden müssen, um die WRH zu erhalten. An Beispielen von Materialarbeiten werden diese Faktoren eingesetzt und hinsichtlich ihrer Brauchbarkeit mit den klassischen Verfahren statistisch verglichen.

Ergebnisse und Diskussion

Es war zunächst zu überprüfen, inwieweit Vitt mögliche körpergrößenabhängige Proportionsverschiebungen der Extremitätenmaße berücksichtigt hat. Denn, sollte sich dies als relevant herausstellen, dann wäre das Arbeiten mit der Tabelle von Vitt mit Sicherheit zuverlässiger, also im Mittel genauer, als mit Hilfe der Faktoren nach Kiesewalter. Insbesondere sind ja solche Proportionsverschiebungen für die langen Gliedmaßknochen des Menschen einwandfrei erwiesen, wie z. B. die Arbeiten von Breitinger (1937), Bach

(1965) sowie May (1977) belegen. Auch die zoologische Allometrieforschung liefert zahlreiche adäquate Beispiele. Es ist seit langem und nach wie vor die Methode der Wahl, Regressions- und Korrelationsberechnungen durchzuführen, wenn zwei verschiedene Messungen an der gleichen Grundgesamtheit auf ihre Beziehungen überprüft werden sollen. Offenbar hat Vitt ähnliche Überlegungen angestellt, denn ich habe aus den Vitt'schen Tabellenwerten arithmetische Regressionsgleichungen zurückrechnen können, für die sich allerdings durchweg Korrelationskoeffizienten von r = 1,0 ergaben.

Dies beweist zunächst, daß die Vitt'schen Tabellenwerte selbst als Ergebnisse von Regressionsrechnungen aufzufassen sind. Vitt's Tabelle liefert dabei keinerlei Anhaltspunkte für die Variabilität der Proportionen seines Materials bei einer bestimmten Körpergröße. Die Größen„klassen" (besser -abstände) der WRH in der Vitt'schen Tabelle erscheinen willkürlich gewählt. Für den Metatarsus III-Werte von 320 mm erhält man also z. B. die WRH von 1680 mm und für den Metatarsus III-Wert von 305 mm den WRH-Wert von 1600 mm. Wir können nicht rückschließen, in welchem Umfange die WRH-Werte bei einer Metatarsus-Länge von z. B. 320 mm tatsächlich schwanken können.

In Tabelle 1 sind die von uns ermittelten Regressionsgleichungen für die Werte der Vitt'schen Tabelle angegeben (alle Maße in mm).

Die Summanden in den Klammern sind zu benutzen, wenn alle Maße in cm angegeben werden sollen.

Tabelle 1

Regressionsgleichungen, auf denen die Tabelle von Vitt basiert

Humerus (größte Länge):	WRH = 4 · Humerus	gr. L. + 200	(+ 20)
Radius „	WRH = 4 · Radius	gr. L. + 40	(+ 4)
Metacarpus III „	WRH = 5 1/3 · Metacarpus	gr. L. + 186 2/3	(+ 18 2/3)
Femur „	WRH = 4 · Femur	gr. L. − 200	(− 20)
Tibia „	WRH = 4 · Tibia	gr. L. − 20	(− 2)
Metatarsus III „	WRH = 5 1/3 · Metatarsus	gr. L. − 26 2/3	(− 2 2/3)
Basilarlänge	WRH = 3,2 · Basilarlänge	− 160	(− 16)
Maße in cm			

Die Autoren Ambros und Müller (1980) kannten diese Gleichungen offenbar nicht. Sonst hätten sie wohl zusätzlich allometrische Untersuchungen angestellt, da bei isometrischem Verhalten der großen Langknochenmaße die Benutzung von Faktoren zum Rückschluß auf die WRH anstelle von Regressionsgleichungen oder Tabellen zweckmäßiger und einfacher wäre.

In dieser Arbeit wird weiter unten versucht, zur Klärung dieser wichtigen Frage beizutragen.

Vorab mögen jedoch noch einige vergleichende Vorbetrachtungen den praktischen Wert der Methoden von Vitt und Kiesewalter beleuchten.

Es ist nicht zu erwarten, daß ein biologisches Material derart runde Zahlen als Parameter für Regressionsgleichungen liefert, wie sich dies für die Vitt'sche Tabelle ergibt. Wir müssen einstweilen davon ausgehen, daß Vitt die von ihm offensichtlich benutzten Parameter sehr stark gerundet haben dürfte. Um den praktischen Wert der Vitt'schen Tabelle an einem konkreten Beispiel zu überprüfen, habe ich die WRH von Pferden aus der Grabung Manching (Boessneck 1971), die alle aus der gleichen Population stammen dürften, jeweils für die Mittelwerte der verschiedenen Langknochen nach Vitt berechnet. Bei Zusammenfassung des Materials der Manchinger Grabungsjahre 1955–61 ergeben sich in Tabelle 2 WRH-Werte nach den Formeln, die der Tabelle von Vitt zugrunde liegen.

Für Humeri lagen keine Daten, für Femora nur 8 Daten vor, deren Berücksichtigung sich statistisch nicht lohnt. Die sehr ähnlichen WRH-Ergebnisse belegen, daß die Propor-

Tabelle 2

Vergleichende Übersicht über die Ergebnisse der WRH-Berechnung aus verschiedenen Langknochen nach der Methode von Vitt (1952) für Pferdeskelettfunde aus der Grabung Manching

Langknochenmittelwert mm (BOESSNECK, Manching)		Anzahl n der Knochenindividuen	WRH nach VITT cm
Metatarsi	238,2	356	124,4
Tibiae	318,1	72	125,2
Metacarpi	198,9	394	124,7
Radii	303,2	130	125,3

tionen der Extremitätenabschnitte der Manchinger Pferde im Mittel ungefähr mit den Angaben von VITT übereinstimmen.

Mit Recht haben VON DEN DRIESCH und BOESSNECK (1974) darauf verwiesen, daß bei Verwendung des Verfahrens von KIESEWALTER häufiger die Meßstrecken nach VITT benutzt werden, weil sie wohl einfacher zu nehmen sind, was aber zu fehlerhaften Ergebnissen führen muß. Ich habe daher einen Weg gesucht, von den KIESEWALTER'schen auf die VITT'schen Maße rückzuschließen und umgekehrt. Dazu ist es zunächst notwendig, für das Material von KIESEWALTER ebenfalls Regressionsgleichungen zu erstellen und diese dann mit denen von VITT Tab. 1 zu vergleichen. Aus den Originalmeßdaten von KIESEWALTER ergeben sich die in Tabelle 3 aufgelisteten Korrelations- und Regressionsbeziehungen (arithmetisch).

Der Standardfehler der Schätzung oder auch Standardfehler der Voraussage ($\pm s_{y \cdot x}$) ist nach SACHS (1974) ein Maß für die Fehler, die man bei der Schätzung oder Voraussage von y (WRH) aus vorgegebenen Werten von x (z. B. Langknochenmaß) macht.

Zwei Parallelen zur Regressionslinie im Abstand von $2 \cdot s_{y \cdot x}$ bilden ein Band, das etwa 95 % aller Beobachtungen enthält. Um den Vertrauensbereich (VB 95 %) – wie in der Biologie üblich – einzugrenzen, den man für die WRH-Bestimmung aus einem Knochen-

Tabelle 3

Arithmetische Regressionsgleichungen zur Berechnung der WRH aus Langknochen für die Meßwerte nach Kiesewalter (1888), mit Angabe der Standardfehler und Korrelationskoeffizienten

	alle Maße in cm	$s_{y \cdot x}$	r
Humerus (Hu): (größte laterale Länge)	WRH = 4,606 · Hu − 7,989	± 3,943	0,967
Radius (Ra): (lat. Länge)	WRH = 4,512 · Ra − 6,699	± 4,058	0,965
Metacarpus III (Mc): (Lat. Länge)	WRH = 5,732 · Mc + 15,52	± 4,795	0,950
Femur (Fe): (größte lat. Länge = größte Länge)	WRH = 3,232 · Fe + 11,36	± 5,102	0,944
Tibia (Ti): (lat. Länge)	WRH = 4,338 · Ti + 0,795	± 3,996	0,971
Metatarsus III (Mt): (lat. Länge)	WRH = 5,47 · Mt − 3,881	± 5,444	0,936
Scheitellänge (Schl):	WRH = 3,268 · Schl − 30,13	± 5,890	0,930

Standardfehler: $s_{y \cdot x} = \left(\frac{\Sigma (y - \hat{y})}{n - 2}\right)^{1/2}$

Korrelationskoeffizient: r SACHS, 1974

individuum annehmen kann, ist also der doppelte Standardfehler anzugeben. Leider vergrößert sich dieser Fehler noch, wenn die Materialbasis < 1000 ist. Nach SACHS (1976) ergibt sich daher für den Fehler der Berechnung der WRH eines Individuums mittels Regressionsgleichungen aus dem Material KIESEWALTER (N = 30)

$$\frac{s^2}{K_u} \leqq \sigma^2 \leqq \frac{s^2}{K_o}$$

$$\frac{s^2}{1,5776} \leqq \sigma^2 \leqq \frac{s^2}{0,5533}$$

$$s \cdot \sqrt{\frac{1}{1,5776}} \leqq \sigma \leqq s \cdot \sqrt{\frac{1}{0,5533}}$$

$$0,79616 \cdot s \leqq \sigma \leqq 1,34437 \cdot s$$

Für den VB (95 %) folgt:

$$1,592 \cdot s_{y \cdot x} \leqq 2\,\sigma \leqq 2,688 \cdot s_{y \cdot x}$$

Dadurch muß der wahre VB (95 %) also zwischen dem errechneten Wert der WRH $\pm$ 1,6 · $s_{y \cdot x}$ und $\pm$ 2,7 · $s_{y \cdot x}$ angenommen werden. Es folgt auch, daß kein relevanter Unterschied zwischen allen angegebenen Standardfehlern zu belegen ist!

Um die Parameter möglicher „intraspezifischer Allometrien“ (RENSCH 1972; VOGEL 1965; MAY 1977) abzuschätzen, habe ich neben den linearen Regressionsgleichungen zusätzlich aus den Logarithmen der KIESEWALTER'schen Originaldaten die entsprechenden Exponentialfunktionen zur Ermittlung der WRH aus den Extremitätenlangknochen und der Scheitellänge gewonnen (Tab. 4).

Tabelle 4

Exponentialfunktionen („Allometrie"-Gleichungen) zur Berechnung der WRH aus einzelnen Langknochen und der Scheitellänge für das Material von Kiesewalter sowie Angabe der zugehörigen Standardfehler, Korrelationskoeffizienten, Steigungswinkel der „Allometrie"-Exponenten und deren Vertrauensgrenzen (95 %)

		$s_{y \cdot x}$ (rel)	r	Steigung der Regr.-Geraden α	Vertrauensgrenzen (95 %) für α
Humerus	WRH = 5,239 · $Hu^{0,9785}$	1,0281	0,969	44,4	41,4–47,1
Radius	WRH = 3,687 · $Ra^{1,044}$	1,0276	0,970	46,2	43,3–48,9
Metacarpus III	WRH = 8,405 · $Mc^{0,9134}$	1,0345	0,953	42,4	38,7–45,7
Femur	WRH = 4,106 · $Fe^{0,9574}$	1,0365	0,947	43,8	39,8–47,3
Tibia	WRH = 4,233 · $Ti^{1,008}$	1,0270	0,971	45,2	42,4–47,8
Metatarsus III	WRH = 4,349 · $Mt^{1,061}$	1,0381	0,943	46,7	42,5–50,3
Scheitellänge	WRH = 0,934 · $Schl^{1,2746}$	1,0433	0,931	51,9	47,0–55,9

Für alle Gleichungen wurden die Vertrauensgrenzen ihrer Steigerungsparameter im doppeltlogarithmischen Koordinatensystem (Abb. 1) nach der Methode von L. SACHS (1977) errechnet. Daraus kann für keinen Extremitätenknochen der doch genetisch recht heterogenen Stichprobe KIESEWALTERS „Allometrie“ relevant belegt werden.

$s_{y \cdot x}$ (rel) = relativer Standardfehler. Mit $s_{y \cdot x}$ (rel) ist die WRH aus einer Einzelmessung jeweils zu multiplizieren und zu dividieren, wenn man die Grenzen der „relativen Standardspannweite“ erhalten will. Bei Benutzung des „relativen Standardfehlers“ erübrigt sich die Ermittlung eines Variabilitätskoeffizienten. Der „relative Standardfehler“ gibt für alle in Frage kommenden Größenbereiche die Fehlerspannweite realistisch wieder.

Wenn aber damit „Isometrie“ wahrscheinlich gemacht werden kann, ist es weiterhin vertretbar, anstatt mit Hilfe (komplizierter) Regressionsgleichungen die Größenmaße der Extremitätenlangknochen einfach mit spezifischen Faktoren zu multiplizieren, um mit hinreichender Genauigkeit die WRH zu erhalten, obwohl die Extremitäten-Einzelmaße KIESEWALTERS etwas besser an die Regressionsgeraden als an die Geraden dieser Faktoren angepaßt erscheinen.

Die folgenden graphischen Darstellungen (Abb. 1) zeigen die engen Beziehungen zwischen den Exponential-Funktionen und den Faktorengeraden der Extremitäten-Langknochen eindrucksvoll und belegen außerdem ausnahmslos Isometrien. Anders liegen die Verhältnisse für die Scheitellänge. Hier hat BOESSNECK (1973) auch auf die geringe Brauchbarkeit der Faktoren zur Ermittlung der WRH hingewiesen. Für die Scheitellänge ließ sich auf dem 95%-Niveau „negative Allometrie“ nachweisen, was auch schon AMBROS und MÜLLER (1980) – allerdings ohne dies genauer abzuleiten – vermuteten. In der Graphik (Abb. 1g) ist dies u. a. aus dem unterschiedlichen Anstieg der Faktorengeraden und der Regressionsgeraden erkennbar. Die Hirnschädelgrößen praktisch aller Säugetiere einschließlich der Menschen verhalten sich ebenso. Man erkennt jedoch aus dem Vergleich der Korrelationskoeffizienten der Langknochen und der Scheitellänge, daß letztere nur wenig schlechter als die Langknochen an die Regressionslinie angepaßt ist. Deswegen lehnen wir zwar ebenso wie BOESSNECK das Arbeiten mit einem Faktor für die Scheitellänge zur Ermittlung der WRH ab, empfehlen aber hier die Verwendung einer der angegebenen Regressionsgleichungen.

Für die Langknochen wurden nun – unter Berücksichtigung der Arbeiten von BOESSNECK – die Faktoren geringfügig korrigiert. In zwei Fällen (Femur und Radius) ergeben sich Änderungen in der zweiten Stelle nach dem Komma. Die Faktoren sind der Tab. 5 zu entnehmen.

Die für die Regressionsgleichungen ermittelten Standardfehler dürften ebenso für das Arbeiten mit den Faktoren zutreffend sein.

Im großen und ganzen läßt die Stichprobe von VITT im Mittel keine sehr deutlichen Unterschiede in den Proportionen der Extremitätenabschnitte gegenüber der Stichprobe KIESEWALTERS erkennen. Wenn auch im Einzelfall (z. B. Femur und Scheitellänge) deutlichere Unterschiede aufzutreten scheinen, so kann doch nicht ausgeschlossen werden, daß diese nur zufällig sind. Relevante Abweichungen gegenüber WRH-Ergebnissen nach KIESEWALTER sind nicht zu belegen. Da außerdem Isometrie angenommen werden kann, dürften anstelle der VITT'schen Regressionsformeln ebenfalls Faktoren hinreichend brauchbare WRH-Ergebnisse bringen. Um diese jeweils für einen Langknochen zu ermitteln, ging ich folgendermaßen vor (Beispiel Radius – WRH):

Es gilt $$WRH_k = F_k \cdot Ra_k$$

und $$WRH_v = F_v \cdot Ra_v$$

da $WRH_k = WRH_v$ sein muß, kann man schreiben:

$$F_k \cdot Ra_k = F_v \cdot Ra_v$$

also ist $$F_v = F_k \cdot \frac{Ra_k}{Ra_v}$$

Hierbei bedeuten: F_k = Faktor für Material KIESEWALTER, F_v = Faktor für Material VITT, Ra_k = Außenlänge d. Radius (KIESEWALTER), Ra_v = Größte Länge d. Radius (VITT), WRH_v = Widerristhöhe nach VITT, WRH_k = Widerristhöhe nach KIESEWALTER.

Für die Extremitätenmaße setzte ich dabei den Wert $Ra_k\ \bar{x}$ ein, der für die mittlere WRH_k der KIESEWALTER'schen Stichprobe gilt. Mit Hilfe der VITT'schen Tabelle (Regressionsgleichung) ermittelte ich dann die zugehörigen Ra_v, für die ja theoretisch die gleiche WRH gelten muß. Entsprechend verfuhr ich auch für die übrigen Langknochen. Tabelle 6

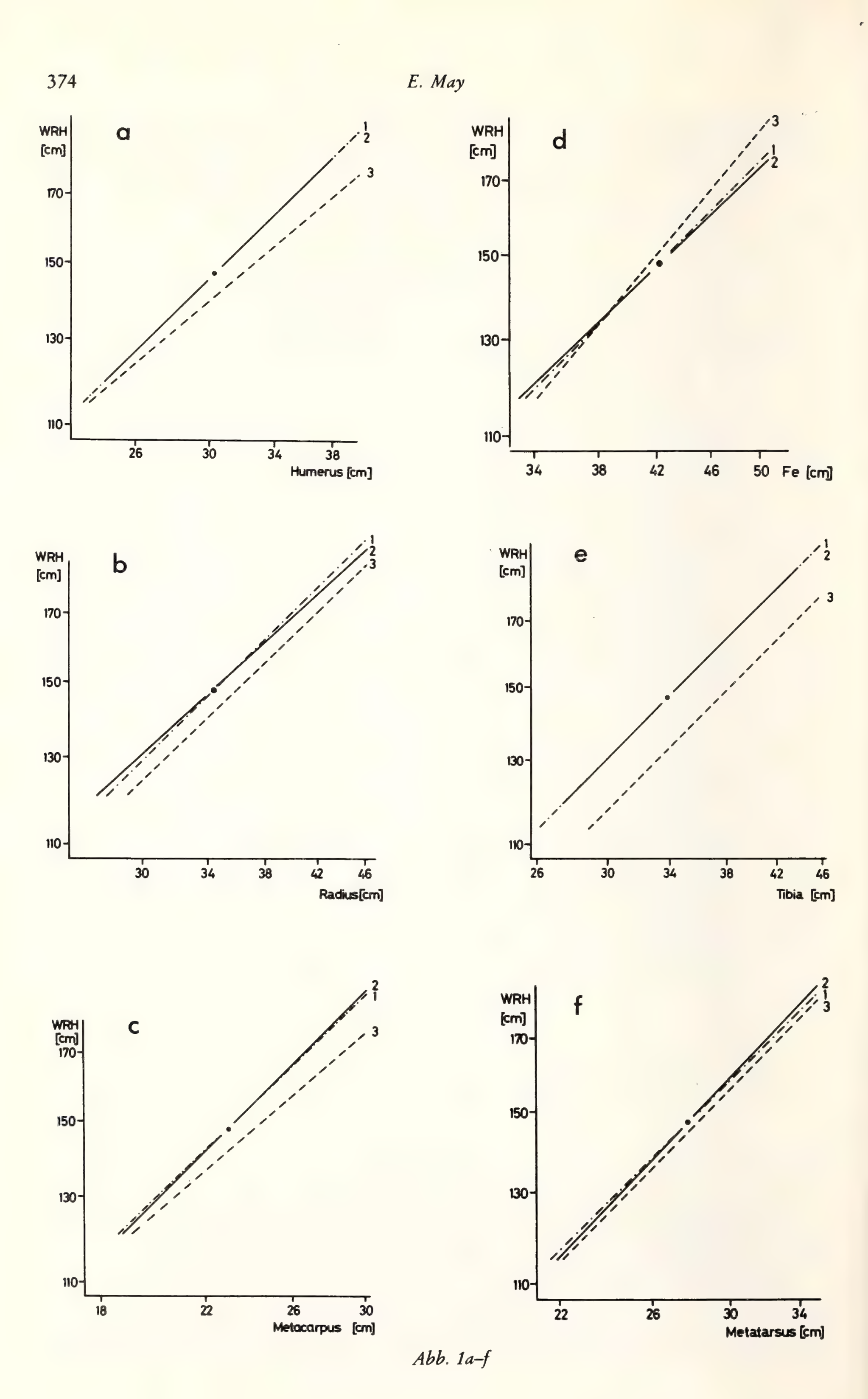

a
WRH
[cm]
170
150
130
110
26
30
34
38
Humerus [cm]
1
2
3
d
WRH
[cm]
170
150
130
110
34
38
42
46
50
Fe [cm]
b
WRH
[cm]
170
150
130
110
30
34
38
42
46
Radius [cm]
e
WRH
[cm]
170
150
130
110
26
30
34
38
42
46
Tibia [cm]
c
WRH
[cm]
170
150
130
110
18
22
26
30
Metacarpus [cm]
f
WRH
[cm]
170
150
130
110
22
26
30
34
Metatarsus [cm]

Abb. 1a–f

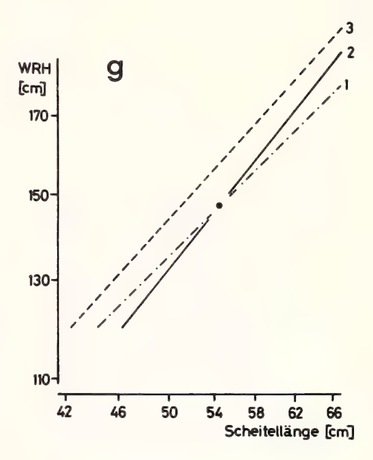


Abb. 1a–g. Doppellogarithmische Darstellung der Beziehungen zwischen den Langknochen bzw. Schädelmaße und der WRH. Hierin bedeuten: -·-·-·- 1 Faktorielle Beziehung nach KIESEWALTER, ——— 2 nichtlineare Regression nach Daten von KIESEWALTER, – – – – 3 nichtlineare Regression nach Tabellenwerten von VITT. Je größer die Schere zwischen 1 und 2, um so wahrscheinlicher sind allometrische Beziehungen zwischen den Maßen (beachte Abb. 1g). Deutlich werden auch die Beziehungen zwischen größter Länge und lat. Länge der Langknochen: Je größer der Abstand der Geraden, je mehr Diskrepanz zwischen den Maßen

Tabelle 5

Korrigierte Faktoren zur Ermittlung der WRH aus der lateralen Länge der Langknochen für das Material von Kiesewalter

Faktoren (F_k)					
Hu: 4,868	Ra: 4,317	Mc: 6,403	Fe: 3,501	Ti: 4,361	Mt: 5,331

Tabelle 6

Faktoren zur Ermittlung der WRH von Pferden aus der „größten Länge" von Langknochen

Faktor (F_v)					
Hu: 4,624	Ra: 4,111	Mc: 6,102	Fe: 3,501	Ti: 3,947	Mt: 5,239

gibt die Faktoren an, mit denen die WRH aus der größten Länge der Langknochen resultiert. Auch für diese Faktoren, F_v, die ja auf den F_k basieren, dürften die angegebenen Standardfehler mit hinreichender Genauigkeit gelten.

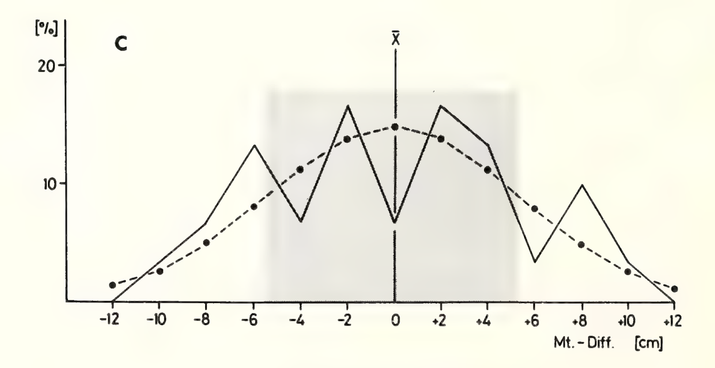
Für die Basilarlänge muß – wie für die Scheitellänge – „Allometrie" vermutet werden, weshalb auf die Ermittlung eines Faktors für diese Meßstrecke verzichtet wurde. Wir empfehlen jedoch stattdessen die Anwendung einer linearen oder exponentiellen Regressionsgleichung. Bei Einsetzung der Steigungsparameter für die Scheitellänge (KIESEWALTER) – da diese bei VITT nicht reproduzierbar sind – ergeben sich folgende Formeln (alle Maße in cm):

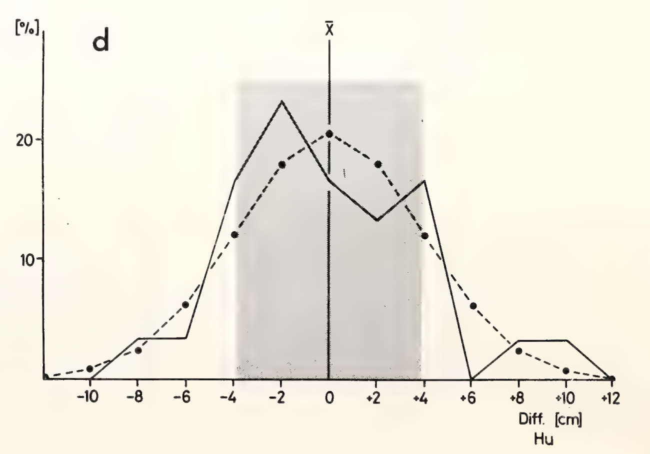
Lineare Regression: WRH = 3,268 · Basilarlänge – 19,482

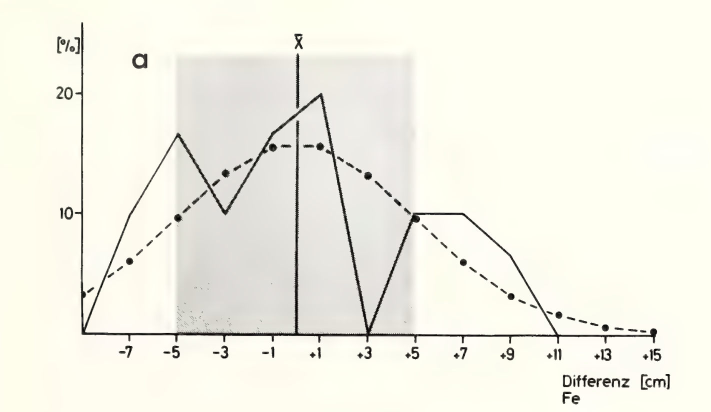
Nichtlineare Regression: WRH = 0,9796 · Basilarlänge^{1,2746}

An dieser Stelle sei betont, daß die Zuverlässigkeit von Faktoren oder Regressionsformeln niemals nach Einzelbeobachtungen beurteilt werden sollte, wie dies verschiedentlich geschieht. Es handelt sich dabei stets um ein statistisches Problem! Man muß für Individualberechnungen die o. a. Standardfehler bzw. Vertrauensbereiche (95 %) berücksichtigen. Interessant erscheint in diesem Zusammenhang eine weitere Betrachtung zur Genauigkeit der WRH-Schätzung nach KIESEWALTER, die man wohl ebenfalls auf die Schätzung nach VITT übertragen kann, wenn man die vorher genannten Überlegungen akzeptiert:

Für das Material KIESEWALTERS habe ich für jeden erwähnten Langknochen geprüft, wie


a
[%]
20
10
x̄
-7
-5
-3
-1
+1
+3
+5
+7
+9
+11
+13
+15
Differenz [cm]
Fe


c
[%]
20
10
x̄
-12
-10
-8
-6
-4
-2
0
+2
+4
+6
+8
+10
+12
Mt.-Diff. [cm]


b
[%]
30
20
10
x̄
-10
-8
-6
-4
-2
0
+2
+4
+6
+8
+10
[cm]
Tibia

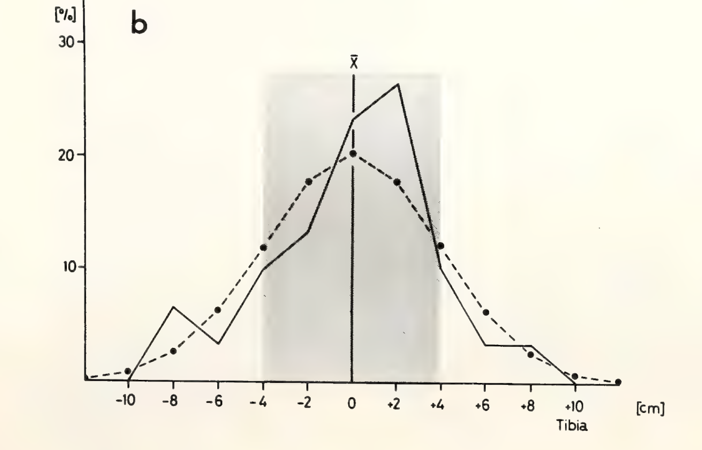
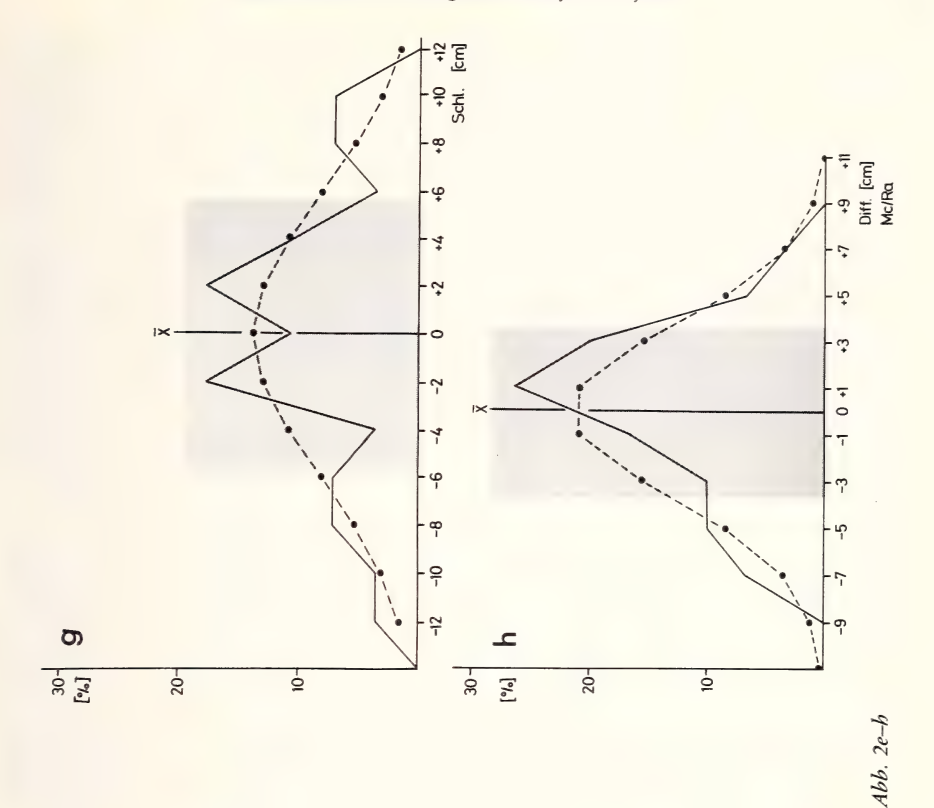

d
[%]
20
10
x̄
-10
-8
-6
-4
-2
0
+2
+4
+6
+8
+10
+12
Diff. [cm]
Hu

Abb. 2a–d



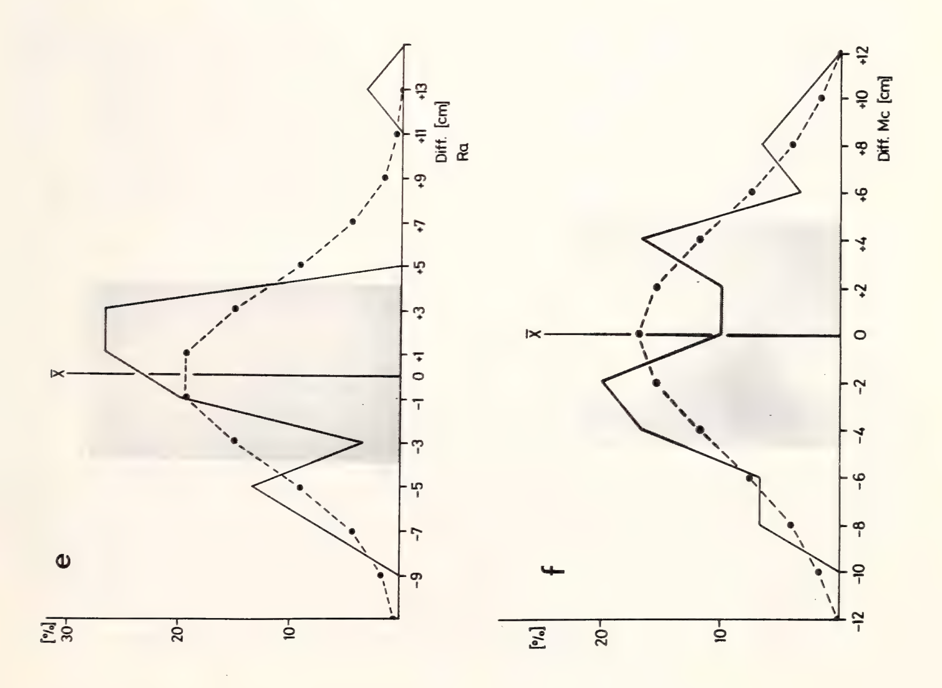


Abb. 2e–h

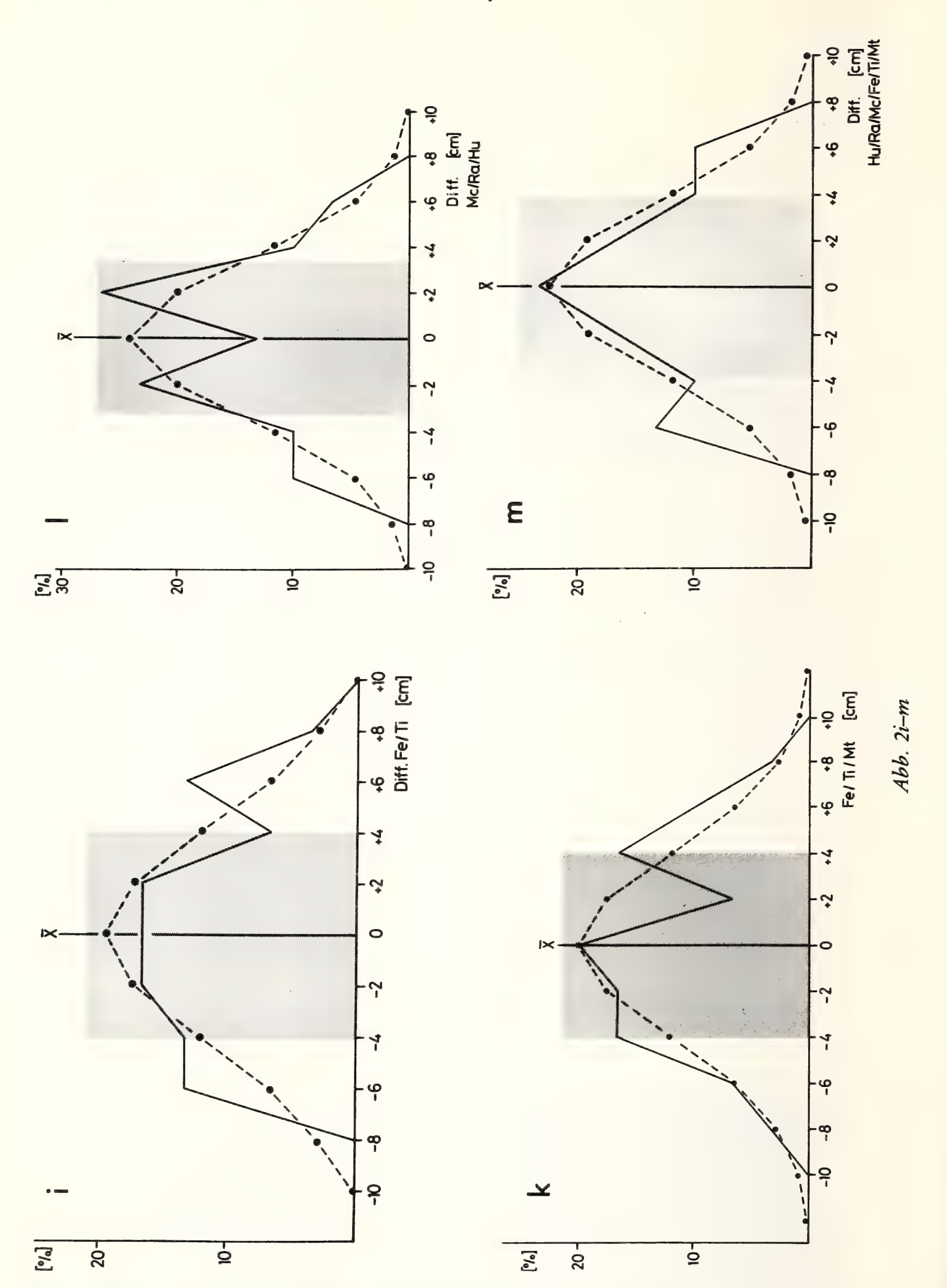


Abb. 2a–m. Arithmetische Histogramme der Abweichungen zwischen den WRH-Werten, welche mittels arithmetischen Regressionsgleichungen aus den Daten Kiesewalters gewonnen wurden und den dazugehörigen empirischen WRH-Werten der einzelnen Skelettindividuen. Danach ist die Genauigkeit der WRH-Bestimmung aller eingesetzten Maße nicht relevant verschieden. Man beachte hier insbesondere die Histogramme für Mt-III und Scheitellänge! Weitere Erklärung im Text. Ordinate: %-Häufigkeit der Abweichung; Abszisse: Abweichung der Regressions-WRH von der empirischen WRH in cm; —— Histogramme der Befunde; • – – – • theoretische Normalverteilung für x̄ und s der Befunde; schraffierte Zone: Bereich der Standardabweichung

groß im Einzelfall die Abweichungen der mittels arithmetischen Regressionsgleichung errechneten WRH von der bei KIESEWALTER angegebenen WRH ist. Man erhält so Häufigkeitsverteilungen der Differenzen der errechneten WRH minus empirischer WRH, die sich nicht relevant von Normalverteilungen unterscheiden (Abb. 2). Danach liegen die SD-Werte dieser Differenzen, die den o. a. Standardfehlern entsprechen, zwischen ca. ± 4 und ± 5 cm.

Die Tab. 8 (S. 28) von AMBROS und MÜLLER (1980) beruht auf der gleichen Grundüberlegung. Diese Autoren benutzten jedoch die Faktoren KIESEWALTERS anstelle der Regressionsgleichungen und kommen zu ähnlichen Ergebnissen, jedoch ohne entsprechende mathematisch statistische Formulierung.

Der Autor prüfte weiter, ob einzelne Maße oder Kombinationen derselben unterschiedlich genaue Angaben der WRH ermöglichen oder nicht. Offensichtlich gehen AMBROS und MÜLLER (1980) ebenso wie zahlreiche andere Autoren von der Prämisse aus, daß die Genauigkeit einer Schätzung der WRH mit der Anzahl der Maße zunehme, die in eine entsprechende Berechnung eingehen. Das ist aber gerade am Material KIESEWALTERS nicht zu belegen.

So bekommt man hier für die Tibia-WRH allein etwa ebenso genaue Werte wir für die aus 6 Langknochen errechnete und dann gemittelte WRH (Abb. 2b.m). Dagegen ergeben die drei hier behandelten Langknochen der Vorderextremitäten aneinandergereiht bereits einen beträchtlichen Anteil der WRH. Trotzdem dürfte die Abb. 21 belegen, daß die erreichbare Genauigkeit der WRH-Bestimmung mit Hilfe dieser drei Elemente nicht entscheidend verbessert wird, vor allem wenn man den Vertrauensbereich des Standardfehlers nach SACHS (1976) auf diese Streuungswerte berücksichtigt.

Man erhält hier für das Material KIESEWALTERS z. B.:
Humerus: $s = \pm 3{,}87$ cm und VB (95 %) : $3{,}08 \leqq \sigma \leqq 5{,}20$ cm (≙ kleinste Varianz)
Scheitellänge: $s = \pm 5{,}78$ cm und VB (95 %) : $4{,}59 \leqq \sigma \leqq 7{,}82$ cm (≙ größte Varianz)
Alle Langknochen der Vorderextremitäten (Hu, Ra, Mc) gemittelt:
$s = \pm 3{,}3$ cm und VB (95 %) : $2{,}63 \leqq \sigma \leqq 4{,}44$ cm
Damit überschneiden sich die VB (95 %)-Grenzen für alle hier behandelten Einzelmeßstrecken einschließlich der Scheitellänge. Nur für die Zusammenfassung der 3 Vorderextremitätenlangknochen ergibt sich statistisch ein Vorteil hinsichtlich der Genauigkeit des WRH-Ergebnisses gegenüber der Scheitellänge. Dagegen kann für das Material KIESEWALTERS sonst überhaupt nicht bewiesen werden, daß die Errechnung der WRH aus mehr als einem einzelnen Langknochen einen Vorteil bringt. Vielmehr müssen die für alle Langknochen, bzw. Kombinationen derselben, unterschiedlichen WRH-Ergebnissen einstweilen als individuelle Variationen betrachtet werden, die zufällig verteilt sind und sich nicht relevant von der WRH aus je einem Einzelknochen unterscheiden. Für das Material von VITT sind diese Überlegungen nicht überprüfbar. Hätte man vergleichbare WRH-Berechnungen auf der Basis der Faktoren durchgeführt, wären die Varianzen mit Sicherheit noch etwas größer ausgefallen, aber auch diese Unterschiede haben nur Zufallscharakter! Man sollte bei der statistischen Verarbeitung mehrere Langknochenmaße eines Tierindividuums auch bedenken, daß diese nicht von vornherein als unabhängige Messungen gelten können. Günstiger werden die Ergebnisse dagegen, wenn man die mittlere WRH und deren Variabilitätsparameter mehrerer Skelettindividuen betrachtet. Der Fehler dieser Schätzung setzt sich dann zwar aus der tatsächlichen Variabilität der WRH einerseits und dem Schätzfehler der einzelnen WRH anderseits zusammen. Es ist aber damit zu rechnen, daß letzterer mit wachsendem n abnimmt. Es kann z. B. für den VB (95 %) der mittleren WRH aus der Tibiaaußenlänge ($s = \pm 3{,}93$ cm) und $n = 30$ Pferden geschrieben werden (SACHS 1977):

I.
$$VB\ (95\ \%) = \pm\, t \cdot \frac{s}{\sqrt{n}} \qquad (F = n-1)$$
$$= \pm\, 2{,}045 \cdot \frac{3{,}926}{\sqrt{30}} = \pm\, 1{,}466\ (cm)$$

Hierin bedeutet s = Standardabweichung der Einzelwerte von Mittelwert KIESEWALTERS, t = Faktor nach STUDENT. Die Einzelwerte enthalten den Meßfehler und sind Ausdruck der unterschiedlichen Proportionen der Individuen.

Die Meinung von AMBROS und MÜLLER (1980, S. 27), KIESEWALTERS Meßmethoden würden möglicherweise auch systematische – also nicht nur zufällige Fehler enthalten, läßt sich statistisch nicht nachweisen. Unsere Häufigkeitsverteilungen der Fehler der WRH-Berechnungen nach KIESEWALTER (Abb. 2) unterscheiden sich nicht signifikant von Normalverteilungen. Sicher muß man bedenken, daß KIESEWALTER nicht die wahre WRH in jedem Einzelfall erfassen konnte (Gelenkwinkelvariation). Es ist aber denkbar, daß dies für den Mittelwert seiner Stichprobe doch geschah. Auch bei Erfassung der WRH am lebenden Tier können vergleichbare „Fehler" auftreten, wenn man anschließend die WRH aus Langknochen rückrechnet, deren spezifische Faktoren dazu aus dem mittleren Verhalten einer repräsentativen Stichprobe gewonnen wurden.

Am Beispiel eigener Erhebungen an den 12 Pferden aus der Grabung Liebenau (Mittelalter, MAY 1985) werden die verschiedenen o. g. modifizierten Methoden angewandt. Die errechneten WRH-Werte und ihre Vertrauensgrenze (95 %) sind in Tabelle 7 wiedergegeben.

a. WRH aus Faktoren (VITT/MAY), nur unter Einsatz jeweils eines Langknochens (Mc III oder Mt III)
b. WRH aus Faktoren (VITT/MAY) unter Einsatz aller Langknochen
c. WRH aus Faktoren nach KIESEWALTER, sonst wie a.
d. WRH aus Faktoren nach KIESEWALTER, sonst wie b.
e. WRH nach Originaltabelle von VITT, unter Einsatz aller verfügbaren Langknochen
a–e Daten der jeweils gleichen Tierindividuen
f. WRH aus Faktoren wie b, aber Einsatz aller meßbaren Individuen. Bei Skelettindividuum 9 wurde die WRH aus einem Faktor nach KIESEWALTER ermittelt (größte Radiuslänge nicht meßbar).

Sowohl eine Varianzanalyse, als auch die 95 %-Vertrauensgrenzen für jeden WRH-Mittelwert ließen für die verschiedenen Methoden keine relevanten Unterschiede im Ergebnis nachweisen. Es kann aus diesem Beispiel gefolgert werden, daß wir ohne Bedenken nur mit unseren Faktoren für die WRH aus der größten Länge der Langknochen (MAY/VITT) arbeiten können. Damit werden wohl manche Fehler vermieden, auf die VON DEN DRIESCH und BOESSNECK (1974) mit Recht hingewiesen haben.

Letztendlich gibt es keinen Grund dafür, als „besseres" WRH-Ergebnis dem Mittelwert

Tabelle 7

Vergleichende Übersicht über die Ergebnisse der WRH-Berechnung nach den verschiedenen diskutierten Methoden für den Mittelwert der Skelettfunde der Grabung Liebenau

	a	b	c	d	e	f
$\bar{x}$	138,0	136,3	136,9	137,3	136,9	135,8
s	5,19	4,79	5,51	4,17	4,75	5,42
VB (95 %) für $\bar{x}$	134,0 –141,9	132,7 –141,0	132,7 –141,0	134,2 –141,5	133,7 –140,1	132,3 –139,2
N	9	9	9	9	11	12

aus mehreren der erwähnten Methoden den Vorzug zu geben. Vielmehr stehen die nach den einzelnen Methoden ermittelten WRH-Werte lediglich nebeneinander, ohne, daß angenommen werden kann, das Ergebnis würde durch eine solche Mittelwertsbildung richtiger.

Abschließend sei noch eine kurze Bemerkung zur körperbautypologischen Bedeutung der WRH gestattet. Insoweit nicht Isometrie angenommen werden kann, sollten alle Meßgrößen am Skelett zu einem Parameter der Körpergröße (WRH) in Beziehung gesetzt werden. Anderenfalls dürften die Proportionen des Körpers kaum vergleichbar zu interpretieren sein. Allerdings wiesen VON DEN DRIESCH und BOESSNECK (1974, S. 330) mit Recht daraufhin, daß wir ja mit der errechneten WRH aus den langen Gliedmaßenknochen die wahre WRH im Einzelfalle nur sehr grob einschätzen können und daher eher mit diesen andere Organmeßgrößen vergleichen.

Wir dürfen aber wohl aus den Ergebnissen dieser Arbeit schließen, daß die errechneten WRH-Mittelwerte einer hinreichend großen Stichprobe den wahren Mittelwert hinreichend brauchbar innerhalb engerer Vertrauensgrenzen erfassen und sind darin auch mit den Autoren AMBROS und MÜLLER (1980) einig.

Danksagung

Für den Hinweis auf die wichtige Publikation von AMBROS und MÜLLER (1980) und Übersendung derselben sei Herrn Prof. J. BOESSNECK an dieser Stelle vielmals gedankt. Diese wurde dem Autor allerdings erst nach Fertigstellung der ersten Fassung des Manuskriptes bekannt und Diskussionsbeiträge dazu konnten erst nachträglich eingearbeitet werden. Sorgfältige Hilfe bei der Korrektur und der Reinschrift erledigten Frau E. PETSCHICK und Herr D. H. KÖNIG. Die graphischen Darstellungen zeichnete Frau M. SOWA, die Fotografien fertigte Frau M. FISCHER an. Auch ihnen allen sei für ihre Hilfe herzlich gedankt.

Zusammenfassung

Die Tabelle von VITT ist m. E. das Ergebnis von wohl stark gerundeten linearen Regressionsgleichungen.

Das Material von KIESEWALTER gestattet es, ebenfalls lineare und nichtlineare Regressionsgleichungen zur Ermittlung der WRH aus den üblichen Meßstrecken zu berechnen, welche zu Ergebnissen führen, die in der Größenordnung der Ergebnisse nach VITT liegen.

Die „Allometrie"-Exponenten zur Ermittlung der WRH belegen für alle langen Gliedmaßenknochen des Materials von KIESEWALTER Isometrie, nicht jedoch für die Scheitellänge (neg. Allometrie). Damit ergibt sich kein relevanter Vorteil einer Regressionsgleichung gegenüber einem Faktor für Langknochen. Aus der Scheitellänge (Basilarlänge) sollte jedoch die WRH besser mit Hilfe von Regressionsgleichungen errechnet werden, die vorgeschlagen werden.

Die Isometrie-Befunde lassen sich auf die Methode von VITT übertragen. Daher werden adäquate Faktoren für die Ermittlung der WRH aus den größten Längen der langen Gliedmaßknochen vorgeschlagen.

Es konnte gezeigt werden, daß die Vertrauensgrenzen (95 %) für ermittelte WRH eines Individuums aus langen Röhrenknochen zwischen ca. ± 8 und ± 10 cm liegen dürften. So ergab sich kein statistisch relevanter Vorteil bei Einbeziehung von mehr als einem Knochen zur Ermittlung der WRH.

Am Beispiel von Skelettresten aus 12 mittelalterlichen Pferdegräbern (Liebenau) wurden die Ergebnisse unserer theoretischen Betrachtungen praktisch eingesetzt. Es konnte belegt werden, daß die Benutzung von Faktoren anstelle der Tabelle von VITT keinerlei relevant andere Resultate als mit den bisher üblichen Methoden erbringt. Wir schließen auch daraus auf die Berechtigung der Benutzung dieser Faktoren.

Literatur

AMBROS, C.; MÜLLER, H. H. (1980): Frühgeschichtliche Pferdeskelettfunde aus dem Gebiet der Tschechoslowakei, Bratislawa.

BACH, H. (1965): Zur Berechnung der Körperhöhe aus den langen Gliedmaßenknochen weiblicher Skelette. Anthrop. Anz. **29,** 12–21.

BOESSNECK, J. et. al. (1971): Die Tierknochenfunde aus dem Oppidum von Manching. Wiesbaden: Franz-Steiner-Verlag GmbH.

BREITINGER, E. (1937): Zur Berechnung der Körperhöhe aus den langen Gliedmaßenknochen. Anthrop. Anz. **14,** 249–274.

DRIESCH, A. VON DEN; BOESSNECK, J. (1974): Kritische Anmerkungen zur Widerristhöhenberechnung aus Längenmaßen vor- und frühgeschichtlicher Tierknochen. Säugetierkundl. Mitt. **22,** 325–348.

KIESEWALTER, L. (1888): Skelettmessungen am Pferde als Beitrag zur theoretischen Grundlage der Beurteilungslehre des Pferdes. Leipzig: Phil. Diss.
MAY, E. (1977): Aktuelle methodische Aspekte zur Behandlung und Deutung „allometrischer" Daten. Z. Morph. Anthrop. **68**, 88–106.
RENSCH, B. (1972): Neuere Probleme der Abstammungslehre. 3. Aufl. Stuttgart: G. Fischer.
SACHS, L. (1974): Angewandte Statistik, 4. Aufl. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
— (1976): Statistische Methoden, ein Soforthelfer. Berlin, Heidelberg, New York: Springer.
VITT, V. O. (1952): Die Pferde der Kurgane von Pasyrik. Sovjetskaja Archeologija **XVI**, (russisch).
VOGEL, CH. (1965): Der Typus in der morphologischen Biologie und Anthropologie. In: Beiträge zur menschlichen Typenkunde. Hrsg. von H. W. JÜRGENS und CH. VOGEL Stuttgart: F. ENKE. 1–158.

Anschrift des Verfassers: Priv.-Doz. Dr. habil. Eberhard MAY, Institut für Humanbiologie, Abt. Anthropologie, Technische Universtität, K.-Uhde-Str. 3, D-3300 Braunschweig

WISSENSCHAFTLICHE KURZMITTEILUNG

An additional note of albinism in *Sorex araneus*

By H. HENTTONEN and A. KAIKUSALO

Department of Zoology, University of Helsinki, and Ojajoki Field Station, Finnish Forest Research Institute

Receipt of Ms. 14. 5. 1985

Recently, FONS et al. (1983) reviewed information on the albinism in Soricidae. Their table (p. 120) did not include a single case of albinism, either total or partial, in *Sorex* from Fennoscandia. We have studied about 20 000 *Sorex* individuals in Finland since 1955. In this material we have found only 2 cases of albinism in *S. araneus.*

A young, totally albino *Sorex araneus* was trapped in a parkland area in Helsinki, southern Finland, in November 1964. A similar, young individual was found in Luhanka, Central Finland, in October 1967. The animals were not pure white, but had a slight creamish (beige) shade in their fur. The eyes were reddish, and vibrissae as well as other hairs were without pigment.

Small mammals in both areas had been monitored over a decade before the records of albinism and several years after them, but no other cases of albinism were found.

References

FONS, R.; CATALAN, J.; POITEVIN, F. (1983): Cas d'albinisme chez deux Insectivores Soricidae: *Suncus etruscus* (Savi, 1822) et *Neomys fodiens* (Pennant, 1771). Z. Säugetierkunde **48**, 117–122.

Authors' addresses: HEIKKI HENTTONEN, Department of Zoology and Kilpisjärvi Biological Station, University of Helsinki, P. Rautatiekatu 13, SF-00100 Helsinki 10, Finland, and ASKO KAIKUSALO, Forest Research Institute, Ojajoki, SF-12700 Loppi, Finland

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5006-0382 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 382

ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

BEKANNTMACHUNG

Protokoll über die Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. am 30. September 1985 in der Tierärztlichen Hochschule in Hannover

Der 1. Vorsitzende, Herr Kuhn, eröffnet die Versammlung um 17.30 Uhr und teilt mit, daß Herr Prof. Dr. Erich Thenius durch einstimmigen Beschluß des Gesamtvorstandes zum Ehrenmitglied der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde ernannt wurde.

1. Die Tagesordnung wird angenommen.
2. Herr Kulzer verliest den Bericht über das abgelaufene Geschäftsjahr 1984:
   Im Berichtsjahr erschien der 49. Band der „Zeitschrift für Säugetierkunde" in 6 Heften mit 384 Seiten. Zusätzlich wurde allen Mitgliedern das Sonderheft mit der Kurzfassung der Vorträge und Posterbeiträge der Tagung in Göttingen zugesandt.
   Auf Einladung der Herren Festetics, Kuhn und Vogel fand die 58. Hauptversammlung vom 23. bis 29. September 1984 im Anatomischen Institut der Universität Göttingen statt. 49 Referate und 23 Poster gaben den 211 Tagungsteilnehmern einen guten Überblick über den Stand der Primatologie, der Wildbiologie, der vergleichenden Anatomie und der Erforschung der Hautdrüsen. Ein Besuch des Primatenzentrums und eine ganztägige Exkursion in den Solling, zur Sababurg und nach Kassel beendeten die interessante Tagung.
   Da 170 Mitglieder ihren Beitrag nicht zahlten, war die Gesellschaft 1983 in eine schwierige finanzielle Lage gekommen. Durch den Ausschluß der säumigen Mitglieder hat sich die Situation in den beiden zurückliegenden Jahren jedoch beträchtlich verbessert. Dank intensiver Werbung konnten 1984 50, 1985 (bis 1. 9. 85) 53 neue Mitglieder gewonnen werden; derzeit hat die Gesellschaft 571 aktive Mitglieder (zusätzlich 19 Ehegatten ohne Zeitschriftenbezug). Um eine anhaltende Stabilisierung zu erreichen, sind noch weitere Neuaufnahmen notwendig. Es wird noch einmal darauf hingewiesen, daß der Parey-Verlag für die Werbung neuer Mitglieder Buchprämien ausgesetzt hat.
   Frau Kühnrich, die alle Buchungen der Gesellschaft ehrenamtlich durchführt, wird besonders gedankt.
   Durch den Tod verlor die Gesellschaft 4 Mitglieder: das Ehrenmitglied Prof. Dr. George G. Simpson sowie die Mitglieder Prof. Dr. Henriette Oboussier, Friedrich Böhme und Romedio Graf von Thun-Hohenstein.
   Für Interessenten der Zeitschrift für Säugetierkunde in der DDR, der CSSR, der UdSSR und der Volksrepublik China werden Patenschaften gesucht.
   Herr Kulzer dankt den zahlreichen Spendern, die durch ihre Zuwendungen die finanzielle Situation der Gesellschaft verbessert haben.
3. Herr Everts verliest den Kassenbericht für das Geschäftsjahr 1984. Der Verlustvortrag hat sich 1984 verringert; auch für 1985 zeichnet sich eine positive finanzielle Entwicklung ab.
4. Die Kassenprüfer, Herr Dittrich und Herr Wächtler, haben keinen Anlaß zur Beanstandung gefunden und empfehlen die Entlastung des Schatzmeisters.
5. Die Anträge zur Entlastung des Schatzmeisters und des Vorstandes werden einstimmig angenommen.
6. Als Kassenprüfer für das Geschäftsjahr 1985 werden die Herren Schröpfer und Berger gewählt.
7. Die Mitgliedsbeiträge werden 1986 auf DM 90,– festgesetzt (Studenten: DM 60,–; Ehegatten ohne Zeitschriftenbezug: DM 10,–).

8. Die Mitglieder nehmen einstimmig die Einladung der Herren DIETERLEN und NEUGEBAUER an, die 60. Hauptversammlung in Stuttgart abzuhalten. Die Tagung wird zwischen dem 28. 9. und 2. 10. 1986 stattfinden.
   Herr FRÄDRICH lädt für 1987 nach Berlin ein. Die 61. Hauptversammlung soll gemeinsam vom Zoologischen Garten (Herr KLÖS und Herr FRÄDRICH) und dem Humanbiologischen Institut der Freien Universität Berlin (Herr NIEMITZ) organisiert werden. Für die folgenden Jahre liegen Einladungen nach Lausanne, nach Münster und nach Osnabrück vor.
9. Herr NOGGE läßt mitteilen, daß die Zeitschrift des Kölner Zoo nicht mehr kostenlos an die Mitglieder der Gesellschaft versandt werden kann. Gegen einen Unkostenbeitrag von DM 20,– ist sie weiterhin erhältlich.
   Für originelle Arbeiten aus dem Gebiet der Säugetierkunde soll jungen Wissenschaftlern erstmals auf der nächsten Hauptversammlung der von einem Mitglied gestiftete „Förderpreis der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde“ verliehen werden.

Die Sitzung endet um 18.00 Uhr.

Prof. Dr. H.-J. KUHN	Prof. Dr. E. KULZER	Prof. Dr. U. SCHMIDT
1. Vorsitzender	Geschäftsführer	Schriftführer

Erscheinungsweise und Bezugspreis 1985: 6 Hefte bilden einen Band. Jahresabonnement Inland: 270,– DM zuzüglich 13,80 DM Versandkosten, Gesamtpreis 283,80 DM einschließlich 7 % Mehrwertsteuer. Jahresabonnement Ausland: 270,– DM zuzüglich 24,– DM Versandkosten. Das Abonnement wird zum Jahresanfang berechnet und zur Zahlung fällig. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht spätestens am 15. November eine Abbestellung im Verlag vorliegt. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder bei der Verlagsbuchhandlung Paul Parey, Spitalerstraße 12, D-2000 Hamburg 1, bestellt werden. Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde 50 (1985) 6, 321–384
InterCode: ZSAEA 7 50 (6), 321–384 (1985)

Mit einer Beilage des Verlages Paul Parey




SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
ICI '87.


SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00953 1088